QK1
.B9221

BULLETIN
du MUSÉUM NATIONAL
d'HISTOIRE NATURELLE

4e série

SECTION B

ADANSONIA

Botanique
Phytochimie

Tome 16 — 1994

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 PARIS


SHOUT
SHARE
IT

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **16**, 1994

SECTION B, ADANSONIA

SOMMAIRE

BENTOUIL, B., HUBAC, J.-M. & JÉRÉMIE, J. — Notes taxonomiques à propos du genre *Ximenia* L. .... (*Olacaceae*) .... nos 2-4 : 313-319

BIANCHINI, J. P. — Voir VIANO, J.

BOGNER, J. — Voir DE NAMUR, Ch.

BOGNER, J. & KNECHT, M. — A new *Cercestis* species (*Araceae*) from the Ivory Coast........ nos 2-4 : 331-335

BRETELER, F. J. — Novitates gabonenses 22. *Tapura arachnoidea* (*Dichapetalaceae*) a new species from Gabon .... nos 2-4 : 321-323

BUCHNER, R. — Voir PUFF, C.

COUDERC, H. — Voir MORAT, Ph.

DE NAMUR, Ch. & BOGNER, J. — Une nouvelle espèce de *Nephthytis* Schott (*Araceae*) en République du Congo .... no 1 : 71-74

DEROIN, Th. — Voir MORAT, Ph.

DIALLO, A., SIDIBE, K., KOUROUMA, B. & VASSILIEV, B. — La croissance des rameaux d'une plante ligneuse de mangrove : *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*) nos 2-4 : 337-342

DOS SANTOS, E. P. — Contribution à la systématique du genre *Salvia* L. subg. *Calosphace* (Benth.) Benth. (*Lamiaceae*) : description de deux espèces nouvelles du Brésil no 1 : 155-161

DU PUY, D. J., LABAT, J.-N. & SCHRIRE, B. D. — Révision du genre *Vaughania* S. Moore (*Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae*) .... no 1 : 75-102

FOSBERG, F. R. † — A new species of *Scleria* (*Cyperaceae*) from New Caledonia nos 2-4 : 225-226

GAYDOU, E. M. — Voir VIANO, J.

HEADS, M. J. — Morphology, architecture and taxonomy in the *Hebe* complex (*Scrophulariaceae*) .... no 1 : 163-191

HUBAC, J.-M. — Voir BENTOUIL, B.

JACQUES-FÉLIX, H. — Histoire des *Melastomataceae* d'Afrique .... nos 2-4 : 235-311

JÉRÉMIE, J. — Voir BENTOUIL, B.

KNECHT, M. — Voir BOGNER, J.

KOUROUMA, B. — Voir DIALLO, A.

LABAT, J.-N. — Voir DU PUY, D. J.

LUER, C. A. — A new species of *Pleurothallis* (*Orchidaceae*) from French Guyana nos 2-4 : 231-233

MOLINO, J.-F. — Révision du genre *Clausena* Burm. f. (*Rutaceae*) .... n° 1 : 105-153

MORAT, Ph., DEROIN, Th. & COUDERC, H. — Présence en Nouvelle-Calédonie d'une espèce endémique du genre *Oryza* L. (*Gramineae*) .... n° 1 : 3-10

NOWACK, R. — Voir VELDKAMP, J. F.

PUFF, C. & BUCHNER, R. — Revision of *Danais* Vent. (*Rubiaceae*) in Madagascar and the Comores .... n° 1 : 11-64

RAMANOELINA, P. A. R. — Voir VIANO, J.

SCHRIRE, B. D. — Voir DU PUY, D. J.

SIDIBE, K. — Voir DIALLO, A.

SZLACHETKO, D. L. — *Eurystyles crocodilus* Szlach. (*Orchidaceae*), a new species from Brazil .... n° 1 : 103-104

SZLACHETKO, D. L. & VEYRET, Y. — Deux espèces nouvelles de *Vanilla* (*Orchidaceae*) de Guyane française .... nos 2-4 : 219-223

TIREL, C. & VEILLON, J.-M. — Six nouvelles espèces de *Pittosporum* (*Pittosporaceae*) à fruits ornementés de Nouvelle–Calédonie .... nos 2-4 : 195-212

VASSILIEV, B. — Voir DIALLO, A.

VEILLON, J.-M. — Voir TIREL, C.

VELDKAMP, J. F. & NOWACK, R. — *Vietnamochloa aurea* (*Gramineae : Eragrostideae*), a new genus and species from Vietnam.. nos 2-4 : 213-218

VEYRET, Y. — Voir SZLACHETKO, D. L.

VIANO, J., RAMANOELINA, P. A. R., BIANCHINI, J. P. & GAYDOU, E. M. — Caractères morphologiques et chimiques des graines de *Melaleuca quinquenervia* S.T. Blake (*Myrtaceae*) de Madagascar .... nos 2-4 : 325-330

VILLIERS, J.-F. — *Alantsilodendron* Villiers, genre nouveau de *Leguminosae-Mimosoideae* de Madagascar .... n° 1 : 65-70

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre *Adenanthera* L. (*Leguminosae, Mimosoideae*) à Madagascar .... nos 2-4 : 227-230

Revue bibliographique .... nos 2-4 : 343-348

Dates de diffusion de la section B, 16, 1994 :

1er trimestre : 30 juin 1994

2e-4e trimestres : 10 mars

ISSN 0240-8937

QK1 .B9221 1993-94 Ser. 4 V. 15-16

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie



4e SÉRIE T. 15 1993, Nos 1-4

Janvier-Mars/Octobre-Décembre 1993

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Rédacteur-adjoint : M. KEDDAM.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris; E. BOUREAU, Paris; F. EHRENDORFER, Vienne; F. R. FOSBERG, Washington; F. HALLÉ, Montpellier; N. HALLÉ, Paris; J.-L. HAMEL, Paris; V. H. HEYWOOD, Reading; L. A. S. JOHNSON, Sydney; S. JOVET, Paris; C. KALKMAN, Leiden; L. LACOSTE, Paris; J.-F. LEROY, Paris; A. LE THOMAS, Paris; D. MOLHO, Paris; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia; P. H. RAVEN, St Louis; R. SCHNELL, Paris; A. TAKHTAJAN, Léningrad; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque; les photographies seront les plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.37.01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.36.41.

Abonnements pour l'année 1993 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C): 800 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 460 F.
Section B : *Adansonia* botanique : 215 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 215 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **15**, 1993, section B, *ADANSONIA*, nos 1-4.

SOMMAIRE — *CONTENTS*

RAYNAL-ROQUES, A. — Contribution à la connaissance de la biologie des *Striga* (*Scrophulariaceae*) : types biologiques et phénologie 3

Contribution to the knowledge of the biology of Striga (Scrophulariaceae) : biological types and phenology.

BUCHNER, R. & PUFF, C. — The genus complex *Danais-Schismatoclada-Payera* (*Rubiaceae*). Character states, generic delimitation and taxonomic position 23

Le complexe générique Danais-Schismatoclada-Payera (Rubiaceae). Etats de caractères, délimitation générique et position taxonomique.

DEROIN, T. — Espèces nouvelles du genre *Ipomoea* (*Convolvulaceae*) à Madagascar ... 75

New species of the genus Ipomoea (Convolvulaceae) from Madagascar.

DICKISON, W. C. & MILLER, R. B. — Morphology and anatomy of the Malagasy genus *Physena* (*Physenaceae*), with a discussion of the relationships of the genus. 85

Morphologie et anatomie du genre malgache Physena (Physenaceae) ; discussion des affinités du genre.

JAFFRÉ, T., MORAT, Ph. & VEILLON, J.-M. — Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie 107

Floristic and phytogeographic study of the sclerophyll forest of New Caledonia.

ADEMA, F. — *Elattostachys* (Blume) Radlk. (*Sapindaceae*) in New Caledonia 147

Elattostachys (Blume) Radlk. (Sapindaceae) en Nouvelle-Calédonie.

Revue bibliographique 153

Reviews.

MISSOURI BOTANICAL
APR 02 1994
GARDEN LIBRARY

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, n[os] 1-4 : 3-21.

Contribution à la connaissance de la biologie des *Striga* (*Scrophulariaceae*) : types biologiques et phénologie

A. RAYNAL-ROQUES

Résumé : Plusieurs types biologiques sont mis en évidence. On distingue les thérophytes de saison des pluies, et ceux de début de saison sèche. 18 des 39 taxons du genre sont vivaces ; ce sont des cryptophytes à racines tubérisées ou à rhizome charnu pérenne ; les *Striga* vivaces sont tous africains, sauf *S. masuria* ; ils ont une activité phénologique qui s'étend sur une grande partie de l'année. Certaines thérophytes de saison des pluies menacent les cultures vivrières annuelles ; mais les espèces les plus redoutables peuvent constituer des populations successives sur des hôtes variés, pendant une grande partie de l'année. Malgré sa diversité biologique, *Striga* est considéré comme un genre homogène et naturel. *S. fulgens* est exclu de la famille des *Scrophulariaceae*.

Summary : Several biological types are shown. Two categories of annual species are recognized, those growing in rainy season, and those growing at the beginning of the dry season. 18 out of the 39 taxons of the genus are perennials having either tuberous roots or a thick perennial rhizome. All the perennial species occur in Africa, except *S. masuria*. Their phenological activity extends to a large part of the year. The rainy season annual species present a risk for the annual food crops ; but the most damageable ones may occur in successive populations, on different hosts, covering a large part of the year. Nevertheless its biological diversity, *Striga* is considered as an homogeneous and natural genus. *S. fulgens* is excluded of the family *Scrophulariaceae*.

Aline Raynal-Roques, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Striga* comprend une quarantaine d'espèces originaires de l'Ancien Monde. L'aire naturelle du genre s'étend des Iles du Cap Vert, vers l'ouest, à la Chine et à l'Australie, vers l'est ; les deux espèces connues d'Amérique du Nord, très localisées, sont des adventices introduites depuis quatre à cinq décennies. Au sein de cette aire, les *Striga* sont limités aux régions tropicales chaudes à saison sèche bien marquée.

Toutes les espèces sont des parasites épirhizes vivant aux dépens de diverses Angiospermes herbacées, souvent des *Gramineae*. Quelques-unes seulement sont holoparasites jusqu'au terme de leur développement ; la plupart sont hémiparasites au cours de la phase aérienne de leur développement, qui aboutit à la floraison, après avoir vécu en holoparasites une phase préliminaire, souterraine, qui peut durer plusieurs semaines (voir Fig. 1).

Du point de vue agronomique, on peut distinguer les espèces susceptibles de jouer un rôle de pestes redoutables dans les cultures vivrières, et celles qui parasitent exclusivement des plantes spontanées et ne se rencontrent que dans la végétation naturelle.

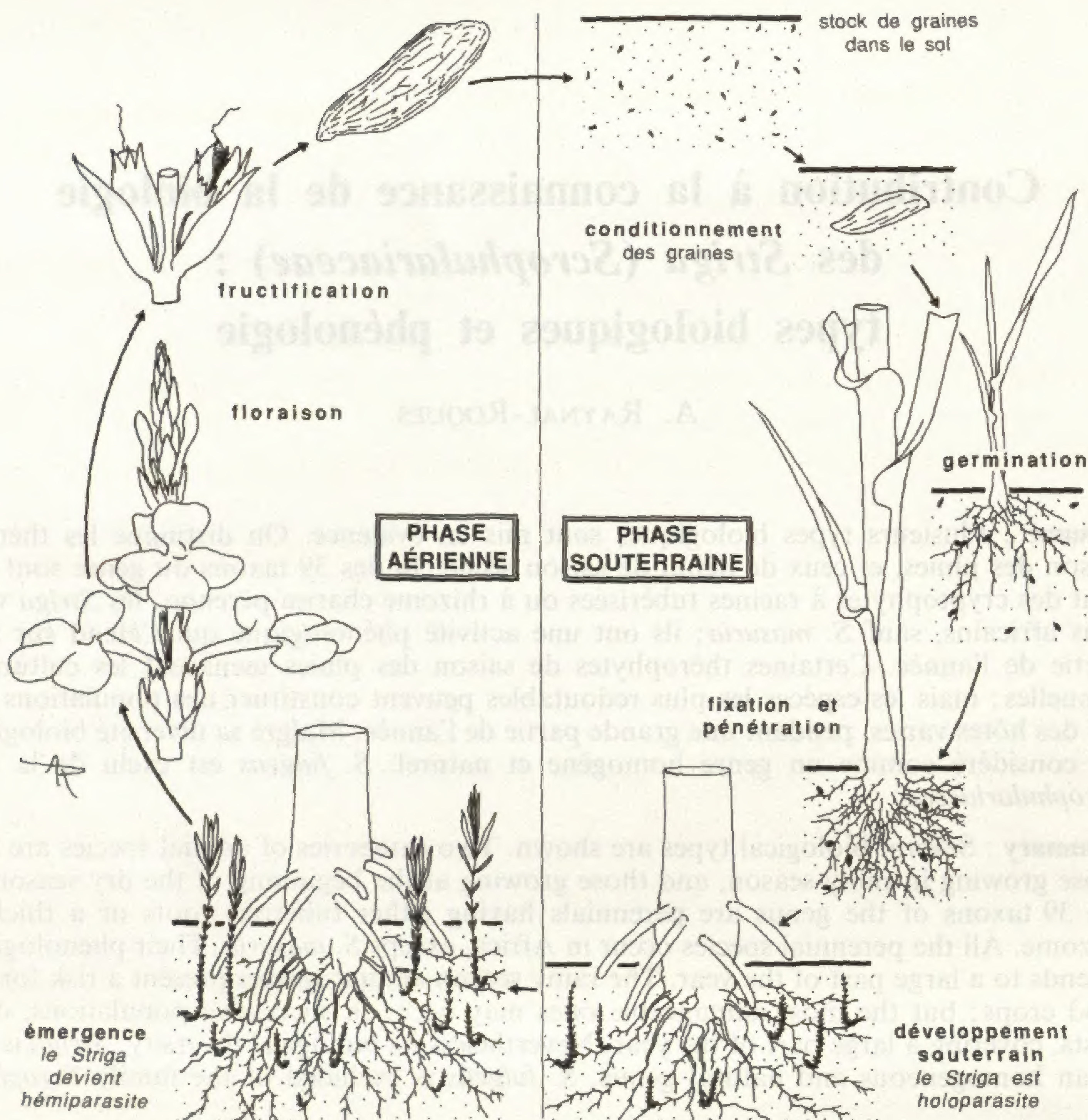


Fig. 1. — Cycle biologique d'un *Striga* annuel : **Striga hermonthica**. La phase d'activité souterraine, du conditionnement des graines au début de l'émergence des jeunes *Striga* dure deux à trois mois ; le cycle apparent de la plante (phase aérienne), de l'émergence à la dispersion des graines, dure environ deux mois, parfois un peu plus : les deux phases biologiques, holoparasite et hémiparasite, ont des durées à peu près équivalentes. Dès leur maturité, les graines entrent en dormance, état qu'elles conservent pendant environ 6 mois.

Importance de la phénologie dans le genre

Les *Striga* sont généralement des herbes à port grêle, dressé et raide, dont les tiges annuelles n'apparaissent que pendant une courte saison. Le genre est bien caractérisé ; la corolle, avec son tube étroit abruptement coudé et ses lobes étalés, les étamines didynames incluses dans le coude du tube, la petite capsule et les graines minuscules, se retrouvent dans tous les représentants du genre. Les espèces ont toutes des aspects voisins, la même biologie hétérotrophe et habitent une région géographique bien définie ; le genre *Striga* apparaît donc comme une unité naturelle homogène.

Cette homogénéité explique que, jusqu'à une date récente, la définition générique adoptée

ait été à peu près calquée sur la description de quelques espèces annuelles, communes et bien connues puisque agronomiquement nuisibles, comme *S. hermonthica* ou *S. asiatica.* Tout naturellement, on attribuait à l'ensemble des *Striga* une biologie comparable à celle des espèces inféodées aux cultures, et J. Kuijt (comm. orale, 5th Symposium on Parasitic Weeds, Nairobi, 1991) a pu dire : « as a whole, parasitic plants are perennial; *Striga* and *Cuscuta* are exceptions ».

Ce que l'on sait de la biologie des *Striga* exclusivement liés à la végétation naturelle est limité à quelques observations ponctuelles accompagnant des échantillons d'herbier. Mais l'étude attentive des échantillons eux-mêmes révèle dans bien des cas l'organisation de leurs parties souterraines et permet de comprendre leur mode de vie. Les observations faites sur le terrain ont pu être complétées ainsi par l'étude d'autres espèces venant d'autres régions géographiques; c'est ainsi que près de la moitié des espèces du genre se sont révélées avoir une biologie pérenne.

Voilà peu d'années que l'on a découvert la diversité des types biologiques dans le genre *Striga.* C'est en 1985 que j'ai mis en évidence le fait que *S. baumannii,* espèce connue pourtant de longue date, est vivace (Raynal-Roques, 1985); jusque-là, tous les *Striga* étaient considérés comme annuels. En 1987, je décrivais deux espèces nouvelles vivaces, puis une troisième en 1989 (Raynal-Roques, 1987, 1989). Entre-temps, Parker (1987) faisait état d'une multiplication végétative chez *S. latericea* sans toutefois préciser si l'espèce était annuelle ou vivace. Aucune autre donnée n'a été publiée sur ce sujet.

C'est une première approche, étendue avec circonspection à l'ensemble du genre, qui est proposée ici.

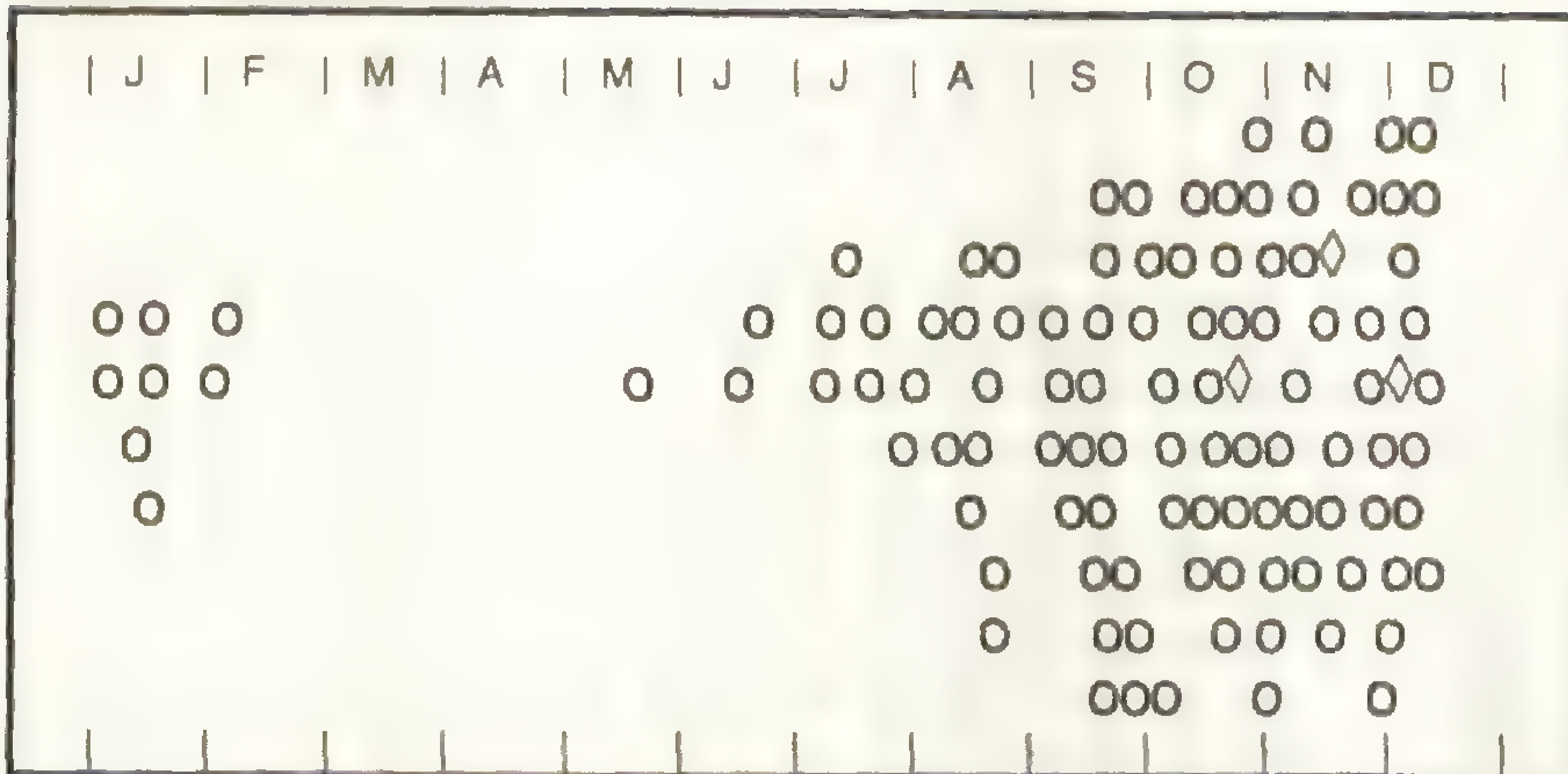
I. LES *STRIGA* ANNUELS

Les espèces annuelles apparaissent à la saison humide, quand leurs hôtes sont en activité végétative. Les conditions de germination et de fixation de la plantule sur la racine-hôte ont fait l'objet de nombreuses études portant essentiellement sur les espèces les plus nuisibles à l'agriculture de subsistance, *S. hermonthica, S. asiatica, S. gesnerioides* et, à un moindre titre, *S. densiflora* et *S. angustifolia.* Les phases de la germination de la graine sont désormais connues; elles comprennent successivement l'intervention obligatoire d'un stimulant chimique émis par l'hôte, les conditions nécessaires à la fixation de la plantule sur son hôte et au raccordement des deux systèmes vasculaires, et enfin le mode de croissance du jeune *Striga* et son développement souterrain au cours de sa phase juvénile holoparasite. Lorsque les tiges émergent du sol, les plantes deviennent plus ou moins chlorophylliennes et hémiparasites; elles croissent, fleurissent et fructifient rapidement.

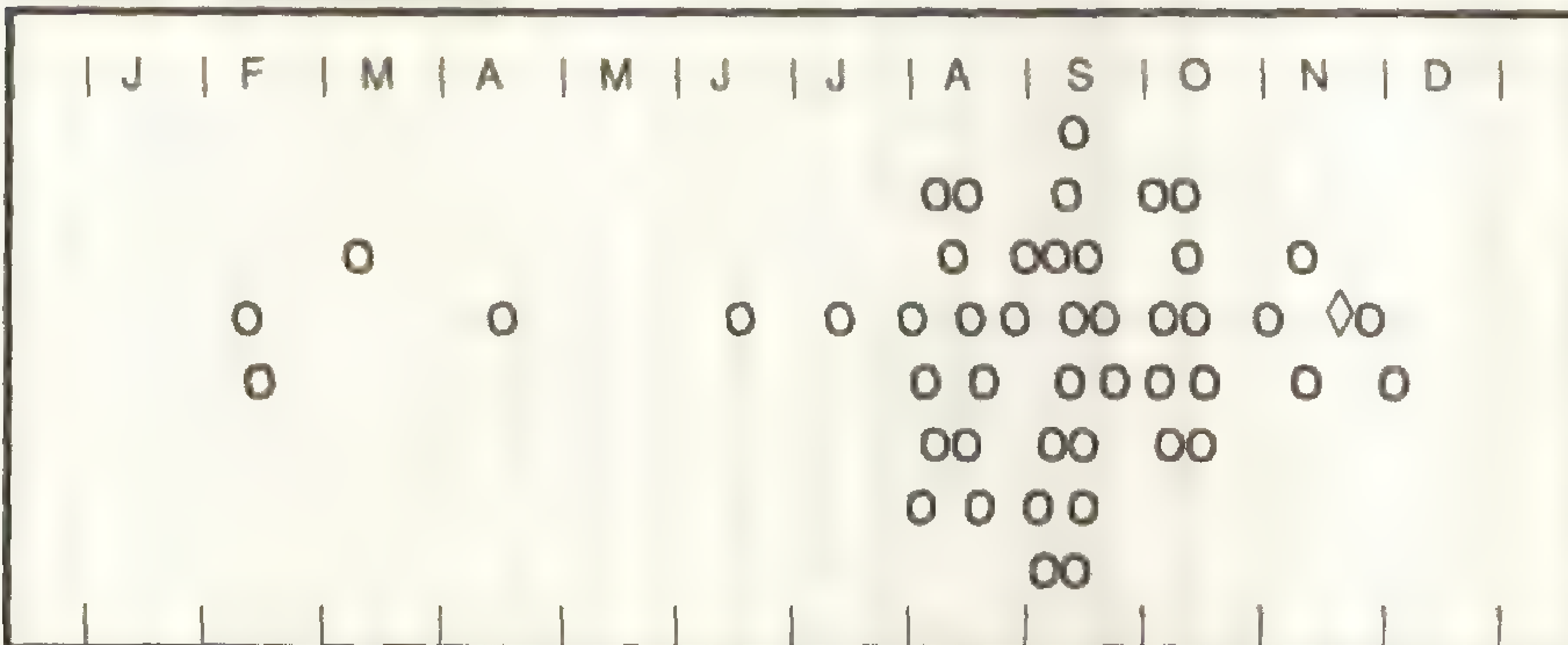
Hormis quelques indications fragmentaires concernant un petit nombre d'autres parasites des cultures, aucune étude n'a porté sur le cycle biologique des *Striga* liés à la flore sauvage.

On peut cependant supposer que leur comportement biologique est très voisin de celui des espèces mieux connues. En effet, toutes les espèces des cultures se trouvent à l'état spontané, intégrées à la végétation naturelle, dans une grande partie, si ce n'est la totalité, de leur aire d'incidence; même dans les régions où elles sont adventices des champs cultivés et non spontanées, elles s'observent à la fois sur les plantes vivrières et sur des herbes des jachères :

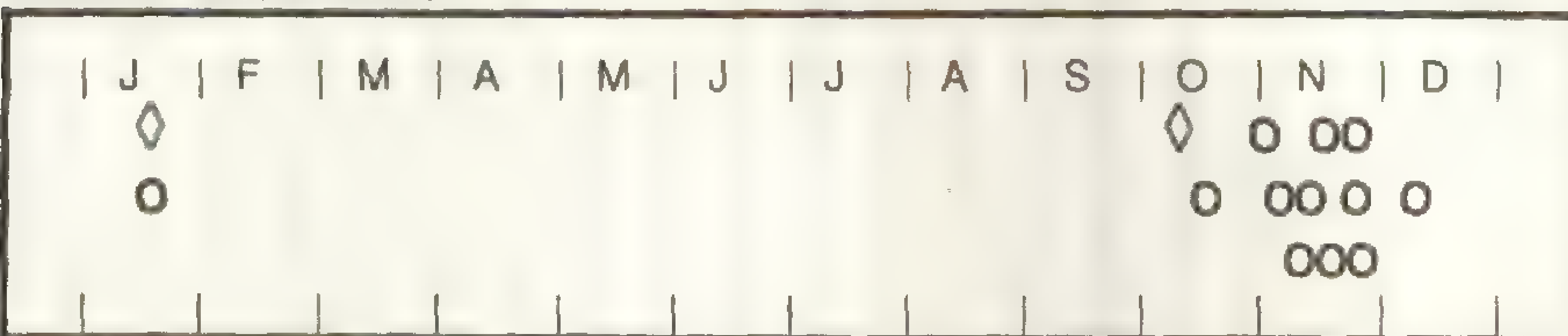
STRIGA HERMONTHICA



STRIGA GESNERIOIDES

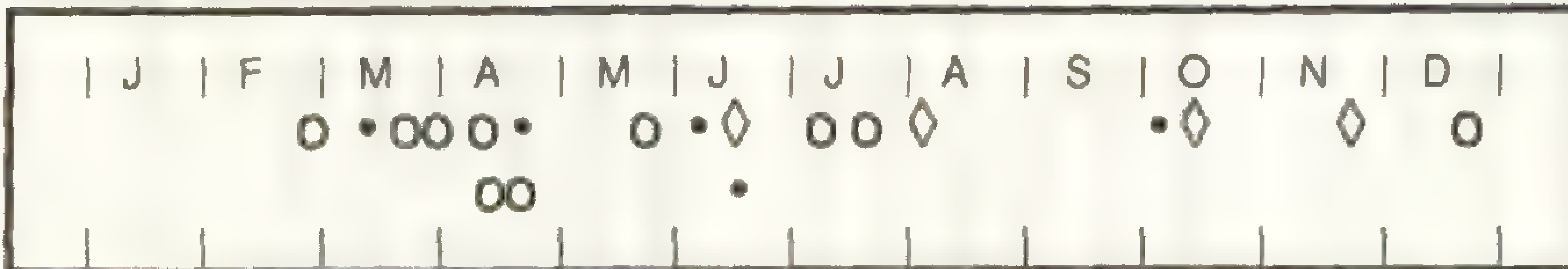


STRIGA MACRANTHA

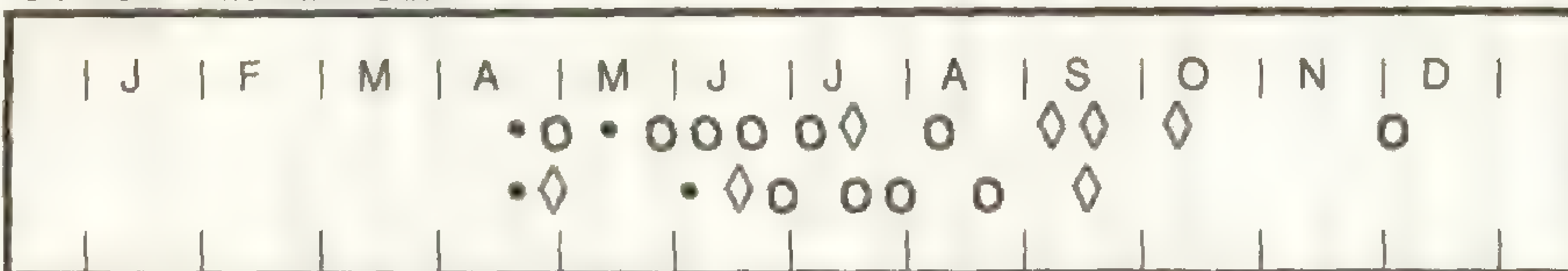


Etat phénologique des échantillons :
• - début de floraison O - pleine floraison ◊ - fructification

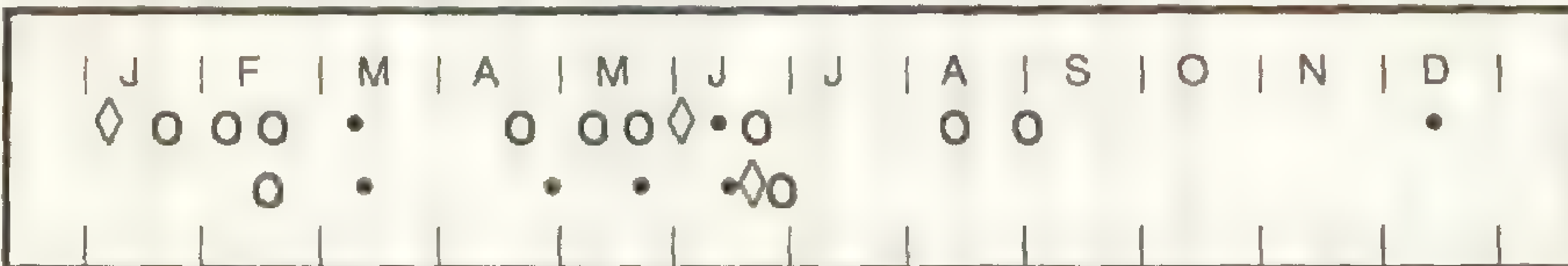
STRIGA ÆQUINOCTIALIS



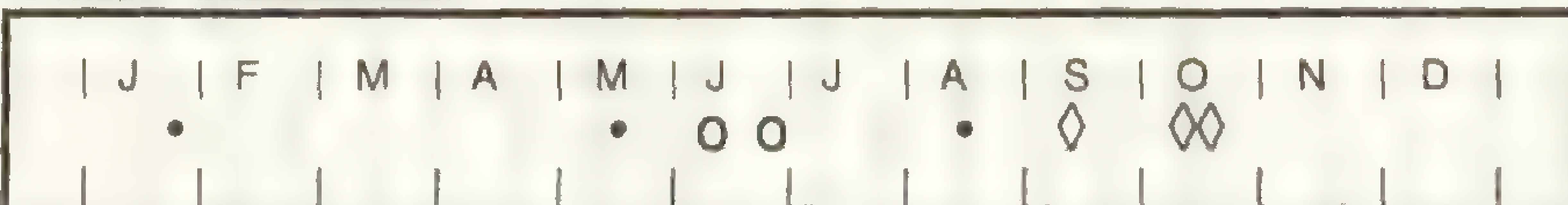
STRIGA LINEARIFOLIA



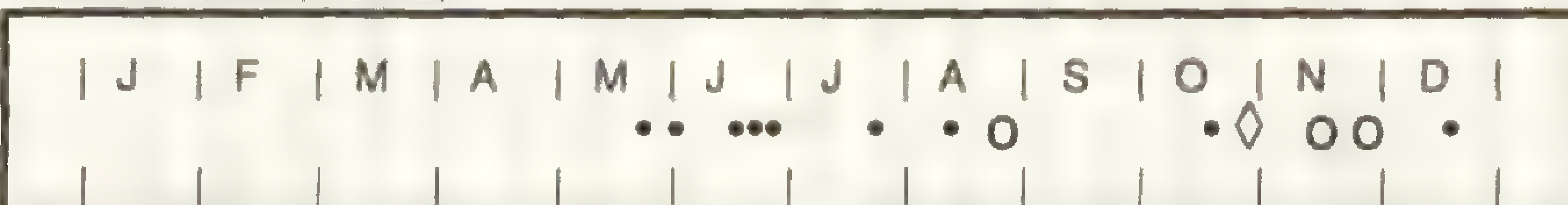
STRIGA BILABIATA SUBSP. ROWLANDII



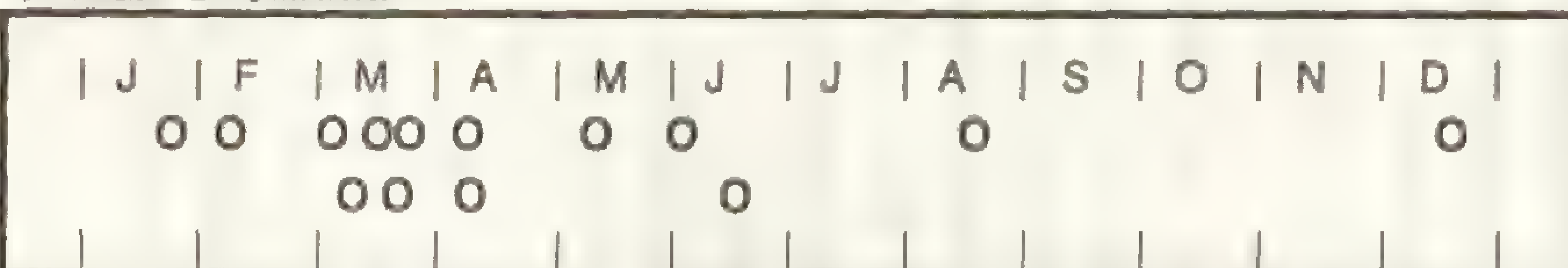
STRIGA LEDERMANNII



STRIGA PRIMULOIDES



STRIGA BAUMANNII



STRIGA FORBESII

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

STRIGA BRACHYCALYX

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

STRIGA ASPERA

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

STRIGA ASIATICA

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

STRIGA PASSARGEI

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

STRIGA KLINGII

| J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D |

TABLEAU 1 : Phénologie comparée de quelques espèces de *Striga*. Les taxons choisis coexistent dans une même région (Afrique Occidentale, du Sénégal au Cameroun), et sont donc soumis à des conditions écologiques générales comparables ; de ce fait, les décalages de périodes de floraison apparaissant entre les espèces expriment, à peu de choses près, des comportements biologiques qui leur sont propres.

Chaque figuré représente un échantillon d'herbier ; son emplacement correspond à sa date de récolte sur l'échelle des mois (symbolisés par la lettre initiale de leur nom). Les échantillons dits en **début de floraison** portent des fleurs épanouies, mais pas de fruits ; en **pleine floraison**, ils portent des fleurs et des fruits ; en **fructification** ils portent des fruits, mais les fleurs sont toutes fanées ou presque.

rappelons que les *Striga* sont généralement polyphages. Toutes les espèces se trouvent donc dans les savanes et dans les jachères où elles parasitent diverses espèces spontanées; certaines seulement sont susceptibles de s'installer, en outre, dans les champs cultivés. Il semble vraisemblable que toutes ont des modalités de germination très comparables.

a. Les thérophytes de saison des pluies

Les *Striga* des champs cultivés parasitent généralement des cultures annuelles dont le développement est inscrit dans la saison des pluies, la maturation des graines s'achevant seule en saison sèche. Ils germent peu après leur hôte et fleurissent à peu près en même temps que lui. Il semble que tous les *Striga* annuels et leurs hôtes, annuels également, se développent ainsi simultanément.

S. hermonthica germe alors que la céréale (sorgho, mil, maïs, riz pluvial, céréales secondaires...) est encore très jeune. Il fleurit au pic de la saison pluvieuse en septembre (au nord de l'équateur) et termine son cycle quand la céréale fructifie.

S. asiatica, S. aspera, S. passargei, fleurissent principalement d'août à octobre; ils disparaissent dès la saison des pluies terminée. Le tableau 2 montre qu'aucun échantillon de ces espèces n'a été récolté au mois de novembre; les rares échantillons récoltés entre février et juillet proviennent des régions méridionales des aires de ces espèces, où la saison pluvieuse est plus précoce ou dédoublée (régime climatique des régions guinéo-congolaises).

b. Les thérophytes de début de saison sèche

Certaines espèces annuelles sont susceptibles de parasiter des hôtes vivaces. Dans ce cas, les parasites conservent leur biologie thérophytique mais apparaissent plus tardivement; leur floraison, encore synchrone de celle des hôtes, intervient d'octobre à décembre, en fin de saison pluvieuse et au début de la saison sèche.

S. brachycalyx peut s'installer sur les racines de *Schizachyrium sanguineum*, *Gramineae* pérenne des savanes recevant au moins 1000 mm d'eau par an. Il montre (Tableau 2) un pic de floraison en septembre-octobre (échantillons parasites de *Gramineae* annuelles, provenant essentiellement des zones de savanes soudano-sahéliennes), mais un certain contingent d'échantillons a été récolté après la saison des pluies; ceux-ci viennent de régions à climat plus humide (savanes soudaniennes et soudano-guinéennes) et parasitaient des *Gramineae* vivaces. Ces phénologies légèrement décalées dans le temps correspondent donc à des relations avec des hôtes biologiquement différents et à des zones géographiques différentes.

S. asiatica et *S. hermonthica* parasitent parfois la canne à sucre; on peut les trouver, dans ce cas, en dehors de la saison des pluies.

S. macrantha et *S. klingii* sont des espèces annuelles qui parasitent exclusivement, semble-t-il, des *Gramineae* vivaces des savanes, telles que *Andropogon pseudapricus* pour le premier, *Cymbopogon giganteus* pour le second. Sur le Tableau 1, les graphiques phénologiques qui les concernent sont remarquablement cohérents, ce sont nettement des espèces de début de saison sèche; ces deux *Striga* apparaissent avec les dernières pluies, ou juste après, mais jamais en pleine saison sèche. Leur développement est lié à la période de floraison, et donc d'activité biologique maximale, de leurs hôtes.

c. Adaptabilité phénologique chez *S. gesnerioides*

S. gesnerioides présente un cas remarquable d'ambivalence. C'est une espèce essentiellement annuelle, parasitant des hôtes très variés, Dicotylédones annuelles ou vivaces. Les tiges

florifères sont portées par un gros haustorium établi dès la germination du *Striga*, au niveau de la première connexion racinaire avec l'hôte ; le cycle floraison-fructification s'accomplit rapidement puis ces tiges meurent. Si les conditions générales (climatiques en particulier) et trophiques (persistance de l'activité métabolique de l'hôte) le lui permettent, le parasite peut parfois survivre à un premier cycle ; la plante émet alors de nouvelles tiges florifères, issues des bourgeons axillaires de la base de la tige coiffant l'haustorium et effectuera un nouveau cycle.

Il n'est pas rare d'observer une touffe de jeunes tiges en début de floraison qui succèdent, sur le même haustorium, à une touffe de tiges désormais noires et sèches, ayant terminé leur fructification. Nous avons pu de nombreuses fois faire cette observation qui démontre l'accomplissement de deux cycles successifs ; nous manquons toutefois d'informations concernant la survie plus longue d'un même haustorium, qui pourrait éventuellement fonctionner plus d'une année.

Un tel comportement contribue à rendre ce *Striga* particulièrement redoutable dans les cultures. Cette virulence à l'égard des hôtes est à mettre en corrélation avec un comportement parasitaire qui tend vers l'holoparasitisme puisque les chloroplastes de *S. gesnerioides* ne sont que très partiellement fonctionnels, ainsi que l'indiquent leur structure et la rareté des grains d'amidon produits (C. TUQUET, comm. pers., et THALOUARN et al., 1991). Il faut admettre que certains spécimens, au moins, sont inaptes à pratiquer la photosynthèse et vivent donc en holoparasites.

II. LES *STRIGA* VIVACES

Les *Striga* vivaces produisent tous des tiges aériennes annuelles, issues de rhizomes ou de systèmes racinaires persistants ; les tiges souterraines portent des feuilles, réduites à de minuscules écailles transparentes, dont les bourgeons axillaires se développent en tiges florifères fugaces. Il est facile d'observer, dans la nature ou sur les échantillons d'herbier, les bases desséchées des tiges de l'année précédente auprès desquelles se sont développées les tiges actuellement fonctionnelles (Fig. 2 et 3).

Toutes ces espèces se classent donc parmi les cryptophytes (ou les géophytes, qui constituent le même type biologique puisque dans les deux cas les organes de survie passent la saison défavorable sous terre) mais leurs diverses organisations permettent de reconnaître plusieurs modes de fonctionnement biologique. Les tiges souterraines peuvent être courtes ou développées ; l'appareil souterrain, chargé de substances de réserve et parfois tubérisé, peut être racinaire ou caulinaire. Les réserves accumulées dans les souches souterraines permettent la survie et le redémarrage de la végétation au terme de la saison sèche.

Le mode de vie géophytique, dans lequel les organes souterrains tubérisés jouent un rôle essentiel, s'accompagne ici d'une phénologie bien distincte de celle des *Striga* thérophytiques. La croissance et la floraison de ces derniers est un phénomène de saison humide puisqu'ils fleurissent pendant les pluies ou juste après. Au contraire, la floraison des *Striga* géophytiques semble être le plus souvent un phénomène de saison sèche ; les tiges annuelles apparaissent avant les pluies et, chez bon nombre d'espèces, la floraison se poursuit jusqu'aux premières pluies. Pratiquement, les *Striga* annuels et vivaces ne fleurissent pas simultanément dans une même région où, pourtant, les deux catégories d'espèces coexistent.



Fig. 2. — Souches vivaces à racines tubérisées : **a, Striga masuria** (*A. Henry 13093*, K) ; **b, S. pubiflora** (*Milne Redhead & Taylor 8421*, K) ; **c, S. baumannii** (*J. & A. Raynal 13055*, P). Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées.

La floraison des *Striga* annuels intervient dans une saison bien définie ; au contraire, celle des *Striga* vivaces se trouve répartie sur une grande partie de l'année. Il y a une relation directe entre l'étalement de la floraison des *Striga* pérennes et le fait que ces espèces ont des hôtes vivaces où ils trouvent à se nourrir alors même que le sol desséché ne fournit plus rien. Ils peuvent se développer presque indépendamment de la saison, d'autant plus qu'ils se trouvent dans des régions relativement humides dont le régime pluvial permet l'existence d'hôtes herbacés pérennes.

Si le Tableau 1 montre que les récoltes de *Striga* vivaces sont intervenues à peu près n'importe quand dans l'année, il faut se garder d'en conclure que la floraison d'un même individu se déroule sur une longue période. Les tiges florifères émises par les souches pérennes sont fugaces ; chacune se développe, fleurit et disparaît rapidement. Mais la production de ces tiges n'est pas simultanée pour une espèce dans une région donnée puisque les floraisons se succèdent au cours d'une période plus ou moins longue ; elle répond peut-être à des facteurs locaux (inconnus) qui surviennent indépendamment dans des localités différentes et déterminent les phases d'activité métabolique des hôtes.

L'aire écologique globale des *Striga* vivaces n'atteint pas les niveaux d'aridité maximale atteints par l'ensemble du genre. Les espèces qui s'avancent le plus loin dans le Sahel sont annuelles ; certaines, comme *S. aspera*, s'étendent des steppes sahélo-sahariennes aux savanes soudaniennes humides ; aucune espèce vivace n'a une telle amplitude écologique. Les *Striga* pérennes habitent les savanes marquées par une saison sèche, mais où la pluviométrie annuelle est assez importante ; on peut considérer que le seuil inférieur de pluviométrie permettant leur existence est de l'ordre de 800 mm.

Les espèces vivaces sont toutes africaines, sauf *S. masuria*, asiatique, qui s'étend de l'Inde à la Chine et à l'archipel malais.

1. LES CRYPTOPHYTES À RACINES TUBÉRISÉES

La souche pérenne comprend une courte tige souterraine surmontant un groupe de racines fasciculées tubérisées dont le rôle de réserve est évident (Fig. 2). Ces racines fusiformes, charnues, longues de quelques centimètres, translucides, teintées de blanc ou de mauve, ne semblent fonctionner qu'un temps limité ; de jeunes racines se tubérisent et remplacent les racines plus âgées, dont les réserves ont été utilisées par la plante. On distingue deux types de géophytes.

a. Les géopyrophytes

Dans l'état actuel des connaissances, cette catégorie n'est représentée que par *S. baumannii*. Sa biologie est caractérisée par la production alternée de tiges végétatives (non florifères et courtes, ne portant que deux larges feuilles vertes) en saison humide et de tiges florifères (à feuilles réduites et fleurs nombreuses) en saison sèche ; l'apparition de ces dernières semble favorisée par le passage des feux de brousse.

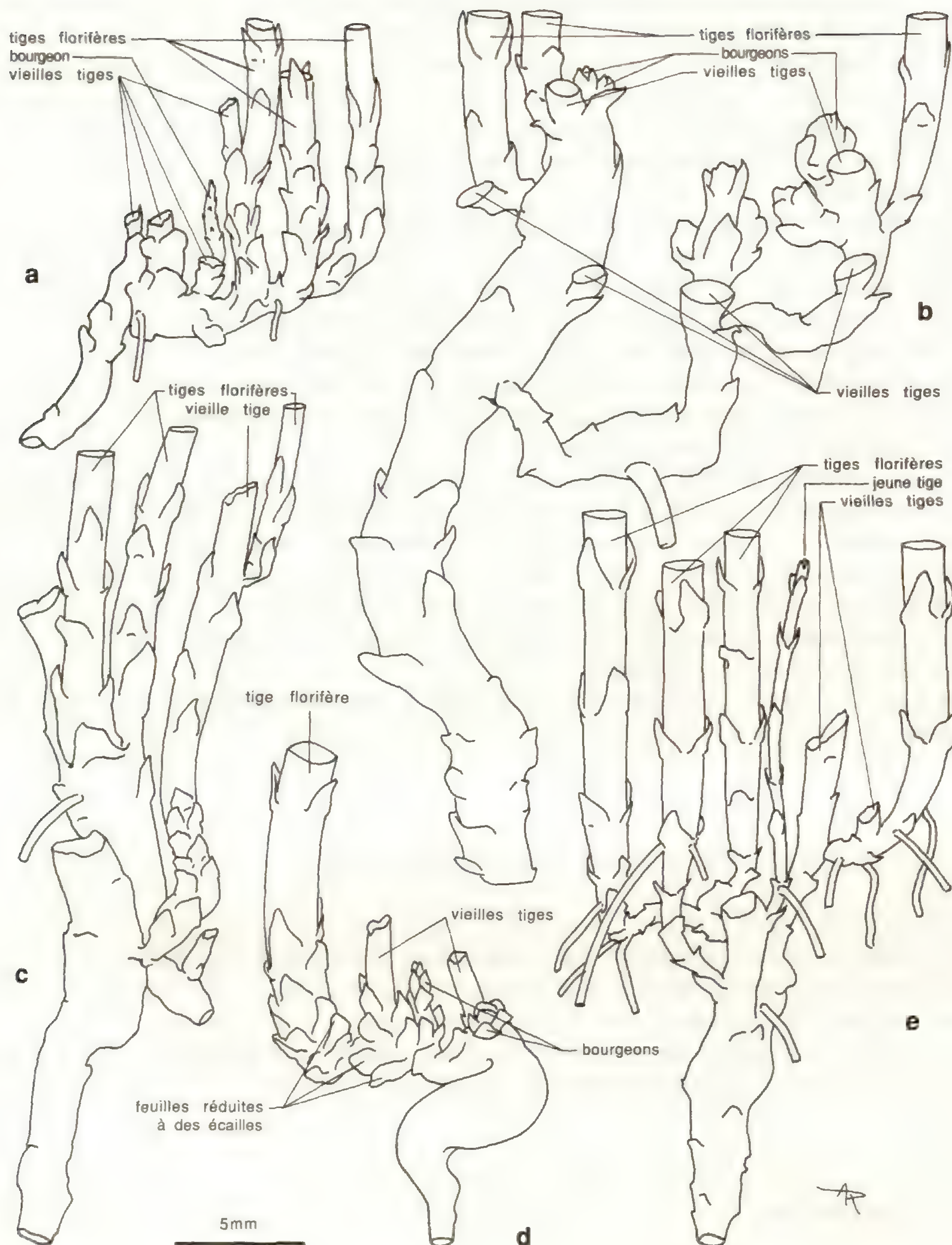


Fig. 3. — Rhizomes charnus, d'aspect coralloïde. **a, Striga aequinoctialis** (*P. Jaeger 9783*, P); **b, S. lepidagathidis** (*H. Jacques-Félix 775*, P); **c, S. bilabiata** subsp. **jaegeri** (*Adam 14861*, P); **d, S. linearifolia** (*Waterlot 1169*, P); **e, S. ellenbergeri** (*Ellenberger 892*, type, P). Noter : — la succession sympodiale des tiges; — l'apparition de nouvelles tiges à l'aisselle des feuilles de la base des anciennes tiges actuellement disparues. Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées.

Le Tableau 1 montre que tous les échantillons florifères, à l'exception d'un seul, ont été récoltés pendant la saison sèche, entre décembre et juin. Les courtes tiges végétatives n'étant jamais récoltées à l'état frais puisqu'elles ne sont pas accompagnées de floraison, elles ne peuvent figurer sur le graphique; il semble toutefois qu'elles n'apparaissent que pendant un temps très court, lorsque la pluviométrie est maximale.

Les deux types de tiges ont une durée de vie courte; la plante passe la plus grande partie de l'année sous la forme d'une souche souterraine en repos.

b. Les géophytes

Ces espèces ne semblent avoir qu'une seule saison d'activité annuelle, contrairement à la précédente. Elles se trouvent en Afrique orientale et en Asie; ce sont *S. junodii, S. pubiflora* et *S. masuria.*

Les tiges assurent à la fois la fonction trophique (elles portent des feuilles vertes et développées), permettant le renouvellement des réserves racinaires et la fonction reproductrice (elles se terminent par un épi de fleurs).

La souche peut comprendre plusieurs racines tubérisées fasciculées, ou une seule ressemblant alors à un pivot tubérisé et accompagné de racines fasciculées indurées mais peu épaisses (voir Fig. 2).

2. LES CRYPTOPHYTES À RHIZOMES PÉRENNES

L'appareil souterrain comprend un rhizome généralement sinueux et ramifié qui se développe sympodialement; souvent plus ou moins vertical, il est charnu, épais de 3 à 5 mm en général, blanchâtre ou rosé, à entrenœuds courts (Fig. 3). Il s'agit là d'un organe de survie et de réserve. Il porte des feuilles réduites à de minuscules écailles obtuses, fines et hyalines, dont les bourgeons axillaires produisent les tiges annuelles, fugaces et florifères. Le rhizome et la base des tiges portent des racines adventives; chez certaines espèces, celles-ci sont nombreuses, courtes et crépues, formant un manchon autour des tiges souterraines.

Les tiges dressées sont souvent ténues à leur base, près du rhizome dont elles sont issues (Fig. 3); puis elles s'épaississent et atteignent leur diamètre normal près de la surface du sol. Elles émettent des racines adventives dans leur partie souterraine (Fig. 3).

Il semble que, au moins dans certains cas, leur partie la plus inférieure (les quelques premiers nœuds au-dessus du rhizome) n'est pas affectée par la disparition des organes aériens à la fin de la saison d'activité; cette base persiste, s'épaissit en se chargeant de substances de réserve et constitue en quelque sorte un prolongement vertical et sympodial (puisqu'axillaire) du rhizome qui, d'année en année, prend un aspect de plus en plus ramifié et accidenté. Le rhizome peut alors avoir une physionomie coralloïde.

Ce type d'appareil souterrain se trouve chez *S. aequinoctialis, S. bilabiata* subsp. *bilabiata,* subsp. *barteri,* subsp. *jaegeri* et subsp. *rowlandii, S. elegans, S. ellenbergeri, S. forbesii, S. gastonii, S. ledermannii, S. lepidagathidis, S. linearifolia, S. primuloides, S. somaliensis.*

Le classement de *S. forbesii* dans cette catégorie est justifié par l'observation de certains échantillons (dont on peut citer *Audru 2673*, Sénégal, P; *Musselman 7986*, Somalie, K, P; *J. & A. Raynal 13240*, Cameroun, P; *Sacleux 1135*, Zanzibar, P) qui montrent une souche ramifiée produisant des tiges successives; en outre, cette souche est toujours épaisse et densément couverte de racines adventives courtes; ces observations indiquent une biologie pérenne.

Plusieurs de ces taxons doivent être considérés comme des holoparasites, bien qu'ils n'aient fait l'objet d'aucune étude physiologique. En effet, leurs feuilles toujours réduites à des écailles, leurs tiges et écailles foliaires blanchâtres, rosées ou mauves mais jamais vertes, indiquent une absence quasi-totale de la fonction chlorophyllienne chez les espèces suivantes : *S. gastonii, S. lepidagathidis* et *S. primuloides*; ces espèces marquent le degré extrême atteint par le genre dans la voie du parasitisme, au-delà de *S. gesnerioides* qui est, lui, presque holoparasite mais encore vert.

Toutes les espèces à rhizome charnu sont africaines. Parmi les 14 taxons énumérés ici, deux seulement habitent l'Afrique orientale (*S. elegans* et *S. somaliensis*). C'est donc essentiellement dans la moitié ouest du continent africain que se rencontrent les *Striga* à rhizomes épais.

Leur phénologie (Tableau 1) montre une longue saison d'activité; la plante se rencontre parfois à peu près toute l'année. Ce comportement est probablement lié au fait que les hôtes sont également des plantes vivaces, croissant dans des savanes climatiquement humides où leur activité n'est pas limitée à une brève période.

S. bilabiata subsp. *rowlandii* se trouve toute l'année, mais se raréfie en saison des pluies. *S. aequinoctialis, S. linearifolia* et *S. primuloides*, sont des espèces qui apparaissent de la fin de la saison sèche au début de la saison sèche suivante, mais elles se raréfient aussi en septembre-octobre, période la plus humide dans la région où elles existent.

S. forbesii se rencontre pendant une grande partie de l'année, mais est surtout présent en saison des pluies. Sa phénologie est peut-être à rapprocher de son biotope d'élection, qui est une savane temporairement humide pour des raisons édaphiques, bien que non marécageuse.

3. PÉRENNITÉ ET MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Parker *in* Musselman (1987) a signalé que *S. latericea* est susceptible de se multiplier végétativement par bourgeonnement racinaire. Ce phénomène n'est connu actuellement que chez cette espèce.

Les bourgeons, émis par les racines, produisent des tiges souterraines extrêmement fines (leur épaisseur est de l'ordre de 1 à 1,5 mm), hyalines et cassantes (voir Fig. 4, *b*); sinueuses et contournées, elles circulent dans le sol sur des longueurs pouvant atteindre 10 cm. Elles donnent naissance à des rameaux verticaux et ténus dont le diamètre augmente au cours de leur développement (Fig. 4, *a*) : épais de 1 à 1,5 mm au départ, ils atteignent environ 5 mm en approchant de la surface du sol; ils se ramifient, émettent des racines adventives et forment des souches ramifiées, charnues et verticales, physionomiquement comparables aux souches décrites plus haut (paragraphe 2).

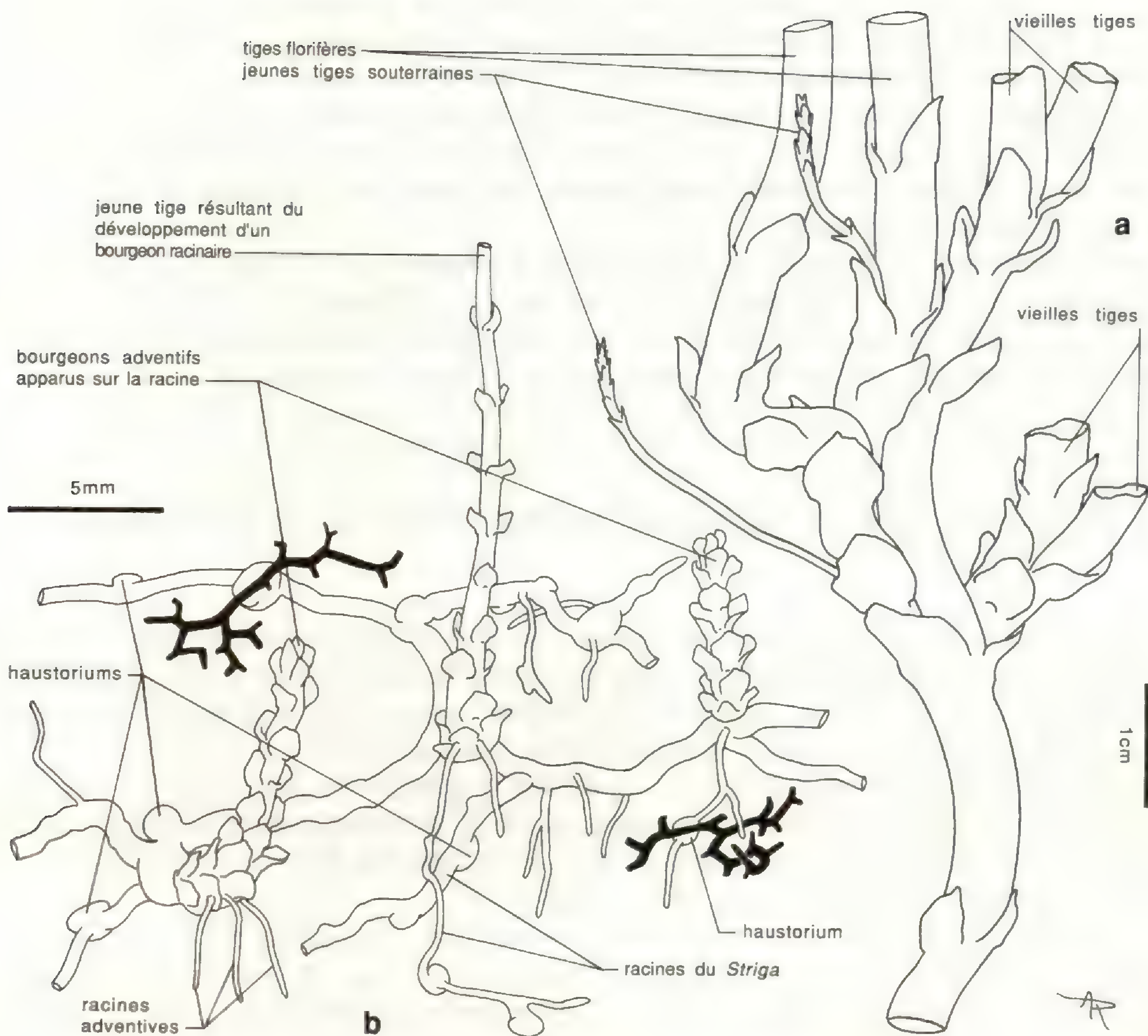


Fig. 4. — Tiges souterraines de **Striga latericea** : **a**, base souterraine d'une touffe de rameaux florifères dressés (*Gilbert 1122*, K) ; ils se développent à partir d'une sorte de rhizome vertical qui produit des tiges axillaires successives ; des anciennes tiges actuellement disparues, il ne reste que la base ; d'autres, récentes, sont actuellement florifères ; de jeunes tiges filiformes forment des ébauches de rhizomes qui produiront ultérieurement des axes florifères. Les bases des tiges des années passées et les jeunes tiges axillaires non encore développées sont signalées. **b**, multiplication végétative par bourgeonnement racinaire (*A. Raynal 23123*, P). Les racines du *Striga* portent des haustoriums par lesquels elles sont connectées aux racines de la Graminée-hôte (ici en noir). En outre, elles produisent des bourgeons qui se développent en tiges souterraines grêles dont la partie inférieure émet des racines adventives formant à leur tour des haustoriums.

La partie inférieure grêle de la tige souterraine, ainsi que sa connexion avec la racine originelle, trop fragiles, ne se retrouvent pas en herbier ; les observations relatées ici ont pu être réalisées, sur le terrain, en éliminant lentement, par lavage minutieux, toute la terre qui entourait l'appareil racinaire des *Striga*.

Si ces souches viennent à être isolées par destruction de l'appareil racinaire dont elles sont issues et qui les relie, elles forment des plants autonomes. La dégénérescence des racines fragiles aboutit, dans les conditions naturelles, à la production de populations clonales de ce *Striga*.

Cette multiplication végétative a pour corollaire la persistance des populations de parasites ; indépendamment du caractère pérenne de la souche charnue, les individus résultant de la multiplication végétative se succèdent tout au long de l'année. Ce phénomène est possible grâce à deux faits ; d'une part, dans la végétation spontanée, les hôtes de *S. latericea* sont des *Gramineae* vivaces ; d'autre part, l'aire d'extension de l'espèce correspond à une zone climatique à saison sèche modérée dans laquelle les hôtes vivaces conservent une certaine activité trophique toute l'année.

S. latericea parasite parfois la canne à sucre en Éthiopie et en Somalie ; cette possibilité de multiplication végétative, à la suite d'un sarclage par exemple, justifierait une vigilance particulière à l'égard d'un parasite pouvant éventuellement devenir extrêmement envahissant sur des cultures vivaces qui ne présentent pas de période de repos profond.

III. TYPES BIOLOGIQUES ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'ensemble des espèces du genre est classé, dans le Tableau 2, selon les types biologiques fondamentaux. La répartition géographique est indiquée brièvement pour chaque taxon.

Les espèces énumérées sont celles habituellement admises dans le genre ; la validité de certains taxons n'a pas fait l'objet d'une révision critique.

Ces tableaux récapitulatifs appellent quelques commentaires.

Exception faite de l'asiatique *S. masuria* et de *S. forbesii*, espèce africaine atteignant Madagascar, la biologie pérenne dans le genre *Striga* est un fait africain : sur 32 espèces existant en Afrique, 17 sont vivaces (soit 53 %).

Le genre est effectivement constitué d'annuelles en Asie et en Australie, mais tous les types biologiques sont représentés en Afrique. Cette diversité est un argument qui vient appuyer l'hypothèse selon laquelle la spéciation dans le genre aurait essentiellement été un phénomène africain.

Notes à propos de l'énumération des espèces du genre *Striga* présentée dans le Tableau 2.

NOTE 1. — *Striga fulgens* (Engl.) Hepper, espèce exclue de la famille des *Scrophulariaceae*.

S. fulgens a été écarté de cette liste. En effet on observe, chez tous les spécimens conspécifiques au type de *Buchnera fulgens*, une corolle 5-lobée peu zygomorphe, des rameaux durs, une souche ligneuse et une variabilité foliaire classiquement observés chez les *Verbenaceae* ; leur classement dans le genre *Striga* doit donc être abandonné.

TABLEAU 2 : Types biologiques et répartition géographique des espèces de *Striga*. Tableaux récapitulatifs (les espèces énumérées n'ont pas toutes été révisées de façon critique). Définition des unités géographiques distinguées : **1**, Continent africain, du Maroc au Cap, Iles du Cap Vert ; **2**, Madagascar, Mascareignes, Comores et Seychelles ; **3**, Arabie et Yémen ; **4**, Asie tropicale, Indomalaisie, Philippines ; **5**, Australie ; **6**, Amérique du Nord (Floride et Caroline, espèces introduites).

Espèces annuelles

Unités géographiques	1	2	3	4	5	6
S. alba Pennell				×		
S. angustifolia (Don) Saldanha	×		×	×		
S. asiatica (L.) Kuntze	×	×	×	×	×	×
S. aspera (Willd.) Benth.	×					
S. brachycalyx Skan	×					
S. chrysantha A. Raynal	×					
S. curviflora Benth.					×	
S. dalzielii Hutch.	×					
S. densiflora (Benth.) Benth.			×	×		
S. gesnerioides (Willd.) Vatke	×		×	×		×
S. glumacea A. Raynal	×					
S. gracillima Melchior	×					
S. hallaei A. Raynal	×					
S. hermonthica (Delile) Benth.	×	×	×			
S. klingii (Engl.) Skan	×					
S. macrantha (Benth.) Benth.	×					
S. multiflora Benth.					×	
S. parviflora Benth.					×	
S. passargei Engl.	×					
S. sulphurea Dalzell ex Dalzell & Gibbs				×		
S. yemenica Musselman & Hepper	×		×			

Espèces vivaces à rhizomes

S. aequinoctialis A. Chev. ex Hutch. & Dalziel	×					
S. bilabiata (Thunb.) Kuntze						
subsp. *bilabiata*	×					
subsp. *barteri* (Engl.) Hepper	×					
subsp. *jaegeri* Hepper	×					
subsp. *rowlandii* (Engl.) Hepper	×					
S. elegans Benth.	×					
S. ellenbergeri A. Raynal	×					
S. forbesii Benth.	×	×				
S. gastonii A. Raynal	×					
S. ledermannii Pilger	×					
S. lepidagathidis A. Raynal	×					
S. linearifolia (Schum. & Thonn.) Hepp.	×					
S. primuloides A. Chev.	×					
S. somaliensis Skan	×					

Espèces vivaces à racines tubérisées

S. baumannii Engl.	×					
S. junodii Schinz	×					
S. masuria (Buch.-Ham. ex Benth.) Benth.				×		
S. pubiflora Klotsch	×					

Ces échantillons appartiennent à la famille des *Verbenaceae*, et très probablement au genre *Chascanum*, dont ils ont le calice cylindrique multinervé, et la corolle à étamines incluses et tube cylindrique arqué; ce tube se termine par 5 lobes lancéolés, peu inégaux, tous divisés jusqu'à la gorge y compris ceux de la lèvre supérieure (voir Fig. 5). Une telle corolle est inconnue chez les *Striga*.

La souche courte et ligneuse porte des rameaux durs, sub-ligneux, divariqués; aucun de ces caractères ne se trouve dans le genre *Striga*. En outre, la tige principale et les rameaux latéraux sont toujours, chez les *Striga*, terminés par un épi de fleurs, ce qui n'est pas le cas ici.

Les feuilles caulinaires, toujours étroitement linéaires à marges entières, varient de simples à lobées-composées; elles comprennent alors le lobe terminal et un ou deux lobes latéraux (voir Fig. 5). L'échantillon *Friis et al. 918*, K, appartient nettement au taxon nommé jusqu'ici « *Striga fulgens* »; malgré la variabilité foliaire qu'il exprime, sa conspécificité avec le spécimen-type (*Goetze 697*) paraît incontestable. La feuille, chez certaines espèces de *Striga*, porte tout au plus quelques dents marginales, mais elle n'est jamais lobée de cette manière.

Les divers spécimens étudiés (*Friis et al. 918*, K, Ethiopie; *Goetze 697*, K (type), *Haarer 1643*, K, *Thomson s.n.*, K, Tanzanie) montrent que *Striga fulgens* (Engl.) Hepper, Kew Bull. 38 : 598 (1984), basé sur *Buchnera fulgens* Engl., Bot. Jahrb. 28 : 478 (1900) est à notre sens incontestablement une *Verbenaceae* et probablement un *Chascanum*. Elle doit donc être exclue du genre *Striga* et de la famille des *Scrophulariaceae*.

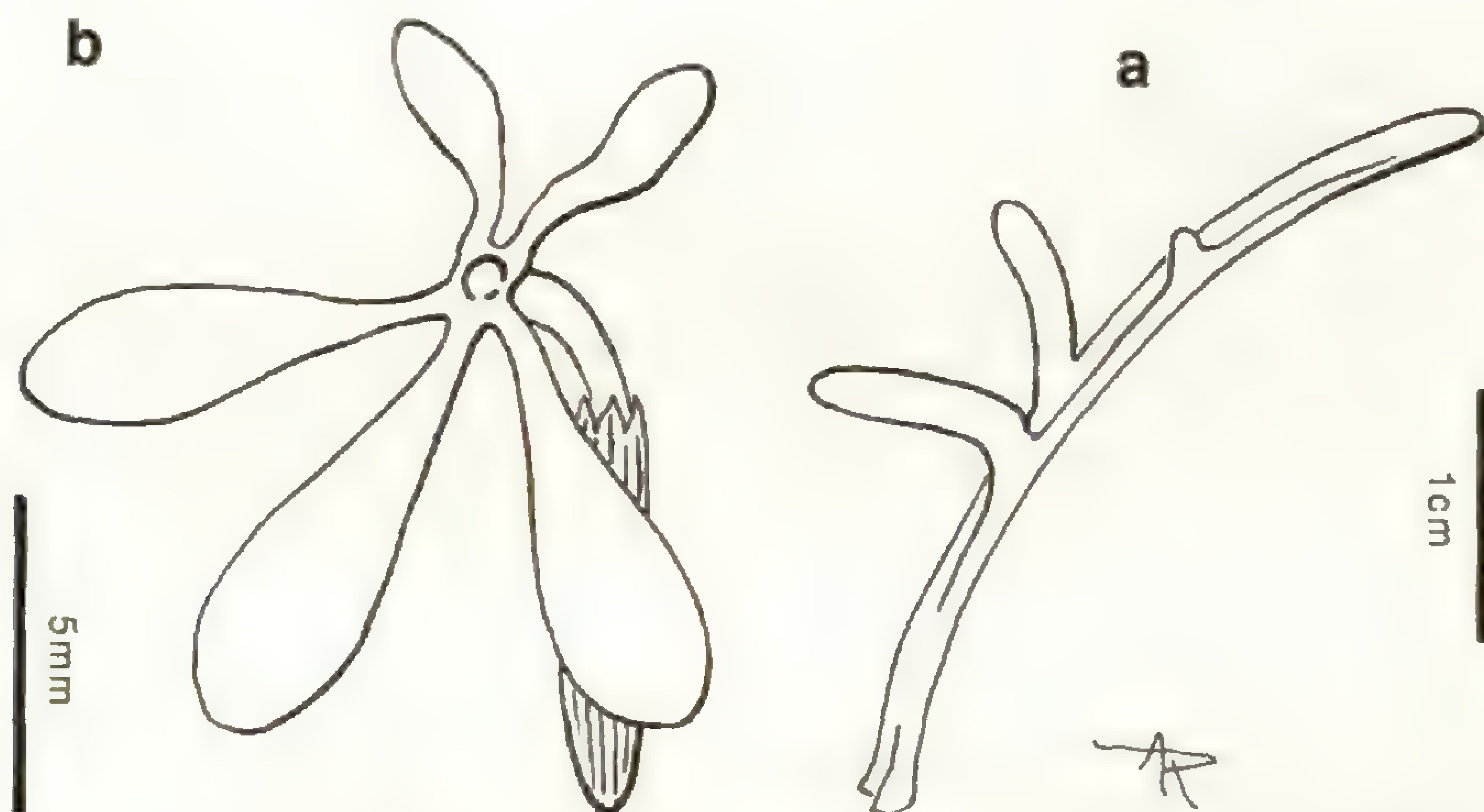


Fig. 5. — Quelques aspects du matériel nommé « *Striga fulgens* » : la fleur et la feuille ne correspondent pas à la définition du genre *Striga*, mais évoquent clairement la famille des *Verbenaceae*. **a**, feuille lobée × 2 (d'après *Friis et al. 918*, K); **b**, fleur × 5 (d'après *Thomson s.n.*, K).

Note 2. — Confirmation de la présence en Afrique de *Striga yemenica* Musselman & Hepper.

Dès sa description originale (Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 45 : 43-50, 1988), la présence en Ethiopie de *S. yemenica* a été signalée; elle est confirmée par la détermination récente (A. R.-R.) de plusieurs échantillons. L'espèce se trouve, de part et d'autre de la Mer Rouge, sur des hauts plateaux calcaires couverts d'une végétation herbeuse, entre 2000 et 2600 m d'altitude.

Matériel éthiopien : *De Wilde J.J.F.E. 5486*, MO, et *7223*, K, MO (cités dans la publication originale); *Ellis 272*, K; *Gilbert 1408*, K et *4072*, K; *Loufty Boulos 10250*, K, et *10529*, K.

Note 3. — L'identité de *Striga brouilletii* Mielcarek.

Décrite en 1988, cette espèce ne se distingue pas, morphologiquement, de *S. bilabiata* subsp. *jaegeri* dont elle partage, en outre, l'origine géographique (plateaux de Guinée) et l'écologie (savanes latéritiques et bowé). Bien qu'elle soit décrite comme annuelle, tandis que *S. bilabiata* subsp. *jaegeri* est une vivace à

rhizome, on doit considérer ces deux taxons comme des synonymes; dans le matériel étudié lors de la description de *S. brouilletii*, l'appareil souterrain manque.

S. bilabiata (Thunb.) Kuntze subsp. **jaegeri** Hepper

— *S. brouilletii* MIELCAREK, Bull. Jard. Bot. Belg. 58 : 124 (1988), *syn. nov.*

IV. PHÉNOLOGIE ET PARASITISME DES CULTURES

La phénologie comparée de quelques espèces fait apparaître des contingents d'espèces ayant le même comportement phénologique. Les thérophytes de saison des pluies au sens strict, telles que *S. aspera, S. passargei* et *S. brachycalyx* (Tableau 1) ont un rythme biologique compatible avec celui des cultures vivrières à cycle court (céréales majeures et céréales d'appoint, niébé [*Vigna*]) et de quelques cultures industrielles annuelles (tabac). C'est donc parmi ces thérophytes que se trouvent les espèces de *Striga* pouvant être menaçantes pour l'agriculture des régions sèches des tropiques de l'Ancien Monde.

Mais les plus grands fléaux des cultures, tels que *S. hermonthica* ou *S. gesnerioides*, ont une potentialité d'adaptation, une plasticité biologique remarquables qui leur permettent de « suivre » leurs divers hôtes possibles et les divers modes culturaux hors du maximum de la saison des pluies. Leur saison d'incidence se trouve ainsi très augmentée, jusqu'à couvrir presque l'année entière (Tableau 1) car des populations se succèdent, à la faveur de cultures et de conditions différentes. Ce phénomène est amplifié par l'aptitude de ces espèces à parasiter des cultures pérennes (canne à sucre ou patate douce par exemple), dans les régions où la pluviométrie est suffisante pour permettre ces types de cultures.

Dans ce même groupe biologique, d'autres espèces sont peut-être susceptibles de présenter un risque potentiel pour les cultures. Étant donnée la flexibilité biologique et écologique des *Striga*, l'adaptation aux plantes cultivées d'espèces originaires de la végétation naturelle est un phénomène possible, dont on ne peut actuellement savoir ni s'il se réalisera, ni quand.

Rappelons que, voici une quinzaine d'années, *S. aspera*, espèce banale des savanes, n'était signalée qu'anecdotiquement sur le sorgho; elle est actuellement en progression rapide dans les cultures, sur le maïs, céréale dont la culture s'étend depuis peu dans la zone infestée par les *Striga*, plus souvent même que sur le sorgho.

Les similitudes comportementales de *S. aspera, S. hermonthica* et *S. passargei* nous avaient permis, dès 1985, de suspecter cette dernière espèce de pouvoir, à l'instar des deux autres, s'adapter aux céréales; en 1986 et 1987, deux infestations minimes de champs de sorgho étaient observées, l'une au Mali (*Raynal-Roques 22240*, P), l'autre au Burkina Faso (*G. Hoffmann*); depuis, les infestations observées, importantes bien qu'affectant des régions limitées, nous laissent craindre que l'adaptation de *S. passargei* aux céréales cultivées soit en cours d'extension; cette espèce serait alors en voie de rejoindre progressivement le groupe des pestes majeures.

S. brachycalyx n'est pas actuellement connu sur les céréales majeures (bien qu'il parasite les cultures de fonio, *Digitaria exilis*, céréale secondaire), mais son comportement biologique, semblable à celui des espèces ci-dessus, doit inciter à une surveillance particulière. Cette suspicion est d'autant plus indiquée qu'il se trouve sous des climats différents et qu'il parasite des hôtes biologiquement divers; sur le graphique du Tableau 1, les échantillons récoltés au mois de novembre proviennent des savanes soudaniennes à *Gramineae* vivaces; ceux récoltés entre février et août l'ont été dans la partie la plus méridionale de son aire. Les mêmes commentaires s'appliquent à *S. asiatica* qui, en Afrique occidentale, ne parasite pas les céréales (sauf dans une région du Togo); c'est au contraire un parasite redoutable en Afrique orientale et en Asie.

La phénologie des espèces vivaces comme celle des annuelles de début de saison sèche permet de considérer comme improbable leur adaptation aux cultures à cycle court pratiquées dans les régions à brève saison humide. Toutes ces espèces, originaires des savanes soudaniennes relativement humides, semblent bien ne pas pouvoir s'étendre vers les zones sahéliennes. Certains au moins de ces *Striga* peuvent cependant parasiter les cultures pérennes (*S. forbesii, S. latericea*, sont susceptibles de parasiter la canne à sucre, au même titre que *S. hermonthica* et *S. asiatica*) ou les cultures annuelles, comme le maïs, dans les régions à saison des pluies longue. Mais aucune de ces espèces ne semble actuellement présenter de risque majeur pour l'agriculture, aucune n'est comparable, de ce point de vue, aux fléaux que sont les thérophytes à cycle court (telles que *S. hermonthica* ou *S. asiatica*) dans les régions arides.

CONCLUSION

Si, jusqu'à une date récente, on a considéré que le genre *Striga* était entièrement constitué de thérophytes, une diversité des types biologiques parmi ses espèces est désormais démontrée. Les différentes stratégies manifestées par ces plantes dans leur biologie et leur phénologie ne s'opposent nullement à l'unité du genre qui conserve son caractère homogène.

C'est en Afrique que le genre exprime la plus grande diversité dans ses modes de vie et c'est corrélativement sur ce continent que les espèces de *Striga* peuvent occuper le plus large spectre écologique. Le genre présente ainsi une gamme d'adaptations permettant l'extension à des milieux, à des zones climatiques et à des hôtes différents, d'un même mode de vie parasitaire, pratiqué par des espèces taxonomiquement très proches les unes des autres. Cette diversité, dans ce genre très naturel, confirme que son berceau originel doit être considéré comme africain ; elle apparaît comme un facteur d'efficacité biologique remarquable qui éclaire de façon inquiétante la gravité de l'impact agronomique du parasitisme des cultures vivrières par les *Striga* dans les régions sèches d'Afrique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

HEPPER, F. N., 1984. — The species of *Striga* in East Africa. 3rd International Symposium on Parasitic Weeds, Aleppo : 262-265.

MUSSELMAN, L. J., 1987. — Taxonomy of Witchweeds, *in* MUSSELMAN, L. J., edit., *Parasitic weeds in Agriculture*, Vol. 1, *Striga*, CRC Press, Boca Raton : 3-12.

MUSSELMAN, L. J. & AYENSU, E. S., 1984. — Taxonomy and Biosystematics of *Striga*. *In* AYENSU et al., edit., *Striga Biology and Control*, I.C.S.U. Press, International Development Research Center : 37-41.

MUSSELMAN, L. J., BHRATHALAKSHEMI, SAFA, S. B., KNEPPER, D. A., MOHAMED, K. I. & WHITE, C. L., 1988. — Recent Research on the Biology of *Striga asiatica, S. gesnerioides* and *S. hermonthica*. *In* KIM, S. K., edit., *Combating Striga in Africa*, International Institute of Tropical Agriculture, Ibadan : 31-41.

Musselman, L. J. & Hepper, F. N., 1986. — The witchweeds (*Striga, Scrophulariaceae*) of the Sudan Republic. *Kew Bull.* 41 : 205-221.

Musselman, L. J. & Hepper, F. N., 1988. — Studies in the Flora of Arabia XX : The genus *Striga* in Arabia. *Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh* 45 (1) : 43-50.

Raynal-Roques, A., 1969. — Deux nouveaux *Striga* africains (*Scrophulariaceae*). *Bull. Jard. Bot. Belg.* 39 : 373-382.

Raynal-Roques, A., 1985. — *Striga baumannii* Engl. (*Scrophulariaceae*), espèce hémiparasite et géopyrophyte. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 7, sect. B, *Adansonia*, n° 2 : 123-133.

Raynal-Roques, A., 1987. — The genus *Striga* (*Scrophulariaceae*) in western and central Africa — a survey —. *In* Weber, H. Chr. & Forstreuter, W., edit., *Parasitic Flowering Plants*, Proc. 4th I.S.P.F.P., Marburg : 675-689.

Raynal-Roques, A., 1987. — Trois nouvelles espèces africaines dans le genre *Striga* (*Scrophulariaceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 9, sect. B, *Adansonia*, n° 3 : 221-227.

Raynal-Roques, A., 1989 [1990]. — Un nouveau *Striga* (*Scrophulariaceae*) de l'Ouest africain. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, sér. 4, 11, sect. B, *Adansonia*, n° 4 : 351-354.

Raynal-Roques, A., 1991. — Diversification in the genus *Striga*. *In* Ranson, J. K., Musselman, L. J., Worsham, A. D. & Parker, C., edit., Proc. of the 5th International Symposium of Parasitic Weeds, Nairobi : 251-261.

Sallé, G. & Raynal-Roques, A., 1989. — Le *Striga*. *La Recherche*, n° 206 : 44-52.

Sallé, G., Raynal-Roques, A., Dembélé, B., Hallais, M.-F. & Tuquet, C., 1987. — Biological aspects of *Striga* species, pest of food crops (*Scrophulariaceae*). *In* Weber, H. Chr. & Forstreuter, W., edit., *Parasitic Flowering Plants*, Proc. 4th I.S.P.F.P., Marburg : 719-731.

Thalouarn, P., Arnaud, M. C., Théodet, C. & Rey, L., 1991. — Cytological, biochemical and genetic aspects of carbon fixation in *Striga hermonthica* and *Striga gesnerioides*. *In* Ranson, J. K., Musselman, L. J., Worsham, A. D. & Parker, C., edit., Proc. of the 5th International Symposium of Parasitic Weeds, Nairobi : 51-57.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 1-4 : 23-74.

The genus complex *Danais-Schismatoclada-Payera* (*Rubiaceae*). Character states, generic delimitation and taxonomic position

R. BUCHNER & C. PUFF

Summary : Investigations of various character states clearly prove that the Madagascar-centred genera *Danais, Schismatoclada* and *Payera* (incl. *Coursiana*) are very closely allied. The genera had previously been associated with different tribes, namely the *Hedyotideae* (*Rubiaceae* subfam. *Rubioideae*) and the *Cinchoneae* (subfam. *Cinchonoideae*). Individual character states are described and discussed, and characteristics that can be used to distinguish the genera are given. Agreements and overlaps in certain features, that sometimes make it difficult to keep genera apart, are thought to be an expression of their close alliance rather than the result of convergent evolution. An analysis of the character states suggests that the genera in question can neither be clearly and objectively assigned to subfam. *Rubioideae* (tribe *Hedyotideae*) nor placed in subfam. *Cinchonoideae* because the genus complex contains features which, in part, are typical for one and, in part, characteristic for the other subfamily. The genera seem to provide further evidence for the view that the delimitation of the two subfamilies is not entirely clear-cut, and that there might be a systematic "grey zone" between the two subfamilies. Although there is some justification in tentatively creating a new tribe for the genera (without assigning it to any of the subfamilies), it is considered more reasonable to refrain from doing so and rather wait until more detailed, comparative data become available. — A survey of the taxa is appended; it includes several new combinations and the description of two new species of *Payera*.

Résumé : L'étude de plusieurs états de caractères montre clairement que les genres de la région malgache *Danais, Schismatoclada* et *Payera* (incl. *Coursiana*) sont très voisins. Ces genres ont été antérieurement rangés dans différentes tribus, à savoir les *Hedyotideae* (*Rubiaceae* subfam. *Rubioideae*) et les *Cinchoneae* (subfam. *Cinchonoideae*). Des états de caractères individuels sont décrits et discutés, et des caractéristiques pouvant être utilisées pour distinguer les genres sont données. Les concordances et les chevauchements pour certaines particularités, qui quelquefois rendent difficiles la séparation des genres, sont considérés comme l'expression de leur proche parenté plutôt que le résultat d'une évolution convergente. L'analyse des états de caractères suggère que les genres en question ne peuvent, ni être clairement et objectivement attribués à la sous-famille des *Rubioideae* (tribu *Hedyotideae*), ni placés dans la sous-famille des *Cinchonoideae*, parce que le complexe générique contient des particularités qui, en partie, sont typiques pour l'une et, en partie, caractéristiques pour l'autre sous-famille. On trouve dans ces genres des preuves complémentaires confirmant l'opinion que la délimitation des deux sous-familles n'est pas tout à fait nette, et qu'il doit exister une « zone d'ombre » systématique entre elles. Bien qu'il soit légitime de tenter de créer une nouvelle tribu pour ces genres (sans la rattacher à aucune des sous-familles), il semble plus raisonnable de s'abstenir d'agir ainsi et plutôt d'attendre que des données comparatives plus détaillées deviennent disponibles. — Un exposé sommaire des taxa est présenté en annexe; il inclut plusieurs nouvelles combinaisons et la description de deux nouvelles espèces de *Payera*.

Ralf Buchner & Christian Puff, Institute of Botany, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria.

I. INTRODUCTION

The initial aim of the present study was to investigate a broad spectrum of character states of *Danais* species in order to obtain detailed data for an evaluation of the genus' correct placement. Up to now, there has been much debate about the taxonomic (tribal and subfamilial) position of *Danais* (see Taxonomic History, below, for details).

During these investigations it, however, soon became obvious that the generic delimitation of *Danais* is not as clear-cut as thought previously. It was noted that there are sometimes considerable problems in separating *Danais* and the Malagasy endemic *Schismatoclada* which, like the former, is of uncertain tribal position. Moreover, it surfaced that the monotypic *Coursiana* (tribe *Cinchoneae*, subtribe *Cinchoninae*), yet another Malagasy endemic, is in turn very close to the pair *Danais-Schismatoclada*. Finally, a by-chance discovery brought to light a previously never thought-of obvious relationship between the Malagasy endemic *Payera* (tribe *Hedyotideae*, subfam. *Rubioideae*) and the three before-mentioned genera.

Consequently, the aims of the study changed : Next to *Danais*, all other genera of this obviously allied complex had to be dealt with. The problems regarding their generic delimitation had to be tackled, and the question of their taxonomic status (i.e., tribal and subfamilial position) needed to be resolved.

II. MATERIAL AND METHODS

Material of *Danais*, *Schismatoclada*, *Coursiana* and *Payera* from the following herbaria was studied : BM, BR, K, M, MO, P, UPS, W and WU (abbreviations according to " Index Herbariorum", HOLMGREN et al., 1990). A total of nearly 900 sheets was seen; it is important to note that not all material of *Schismatoclada* in herbarium P was available for study.

Moreover, samples preserved in FPA or 70 % ethanol were available of several taxa for detailed morphological and anatomical investigations.

Illustrations were prepared from the following vouchers (deposited at WU, unless an other herbarium abbreviation is given; from Madagascar unless stated otherwise; * = preserved material) :

Danais aurantiaca Homolle : *Gentry 11271* (MO) (Fig. 10, *D*). — *D. coronata* (Pers.) Steud. : *Decary 10767* (P) (Fig. 11, *E-G*). — *D. fragrans* (Lam.) Pers. : Mauritius : *Guého s.n.* (WU)* (Fig. 1, *A-C*; 5, *E-F*; 6; 7, *A-D, F-K*; 8, *A*; 15, *A-C*); Madagascar : *Benoist 1217* (P) (Fig. 7, *E*; 12, *A-D*), *Jardin Botanique Tana 3858* (P) (Fig. 15, *D-F*), *Lowry & Randrianasolo 4422* (MO) (Fig. 13, *A-D*), *Schatz 1389* (MO) (Fig. 4, *A* from colour slide *Schatz*). — *D. humblotii* Homolle : *Puff et al. 850824-1/9* (WU)* (Fig. 2, *A-B*; 8, *C-D*). — *D. ligustrifolia* Baker : *Cours 4451* (P) (Fig. 17, *A-B*), *Decary 14191* (P) (Fig. 10, *C*; 11, *A-D*; 12, *G*). — *D. microcarpa* Baker : *Puff et al. 850824-1/7* (WU)* (Fig. 1, *H*). — *D. pubescens* Baker : *Baron 1375* (P) (Fig. 12, *E*), *Puff et al. 850824-1/8* (WU)* (Fig. 1, *G*; 12, *F*). — *D. rhamnifolia* Baker : *Decary 5055* (P) (Fig. 11, *A*), *Perrier de la Bâthie 12593* (P) (Fig. 15, *J*; 17, *C-D*). — *D. volubilis* Baker : *Bosser 6616* (P) (Fig. 10, *A-B*), *Jardin Botanique Tana 3861* (P) (Fig. 15, *H-I*), *Puff et al. 850808-1/1* (WU)* (Fig. 1, *D-F*; 5, *A-D, G-H*; 8, *B*; 13, *E*; 15, *G*; Fig. 4, *B-C* from colour slides *Puff mad-1781* and *mad-1782*).

Payera bakeriana (Homolle) Buchner & Puff : *SF 22640* (P) (Fig. 14, *B-C*). — *P. coriacea* (Humbert) Buchner & Puff : *Humbert 22762* (P) (Fig. 16, *C*), *Humbert & Cours 23823* (P) (Fig. 16, *A-B, D*), *Miller &*

Lowry 4151 (MO) (Fig. 2, *E-F*). — *P. decaryi* (Homolle) Buchner & Puff : *Decary 10839* (P) (Fig. 14, *E-F*), *Puff 800808-1/3* (WU)* (Fig. 2, *D*; 9; Fig. 4, *D* from colour slide *Puff mad-0491*), *Schatz & Nicoll 1236* (MO) (Fig. 10, *I-K*). — *P. glabrifolia* Leroy ex Buchner & Puff : *Cours 4930* (P) (Fig. 4, *E*). — *P. homolleana* (Cavaco) Buchner & Puff : *Cours 2756* (P) (Fig. 14, *D*).

Schismatoclada psychotrioides Baker : *Gentry 11856* (MO) (Fig. 2, *C*), *Schatz et al. 1376* (MO) (Fig. 10, *E-H*; 14, *A*). — *S. viburnoides* Baker : *Croat 28889* (MO) (Fig. 16, *G*), *Miller & Lowry 4121* (MO) (Fig. 16, *E-F*).

Methods used agree with those described in Puff et al. (1993) except for the following supplements and additions :

For SEM investigations, microtome and hand sections, samples from herbarium material were first reconstituted in a mixture (6 : 1) of 10 % aqueous bis (2-ethylhexyl) sulfosuccinate sodium salt and 98 % acetone for ca. 6 to 24 hours (modified from Peterson et al., 1978).

For TEM studies of pollen and seeds, samples from herbarium specimens were embedded in Spurr's mixture (Spurr, 1969) and then ultra-thin sectioned (90 nm). Sections were contrasted with uranylacetate and lead citrate. The polysaccharide test was carried out manually according to Thiéry (1967) and Weber (1989), respectively.

For LM investigations of pollen, grains were transferred to a mixture of methyl green and glycerine gelatine according to Wodehouse (1935); measurements were made on pollen grains so prepared. For the determination of pollen nuclear numbers, pollen grains preserved in FPA were stained with acetocarmine.

Notes on names used in the present article : In order to avoid confusion, only accepted names are used in the chapters following the "Taxonomic History" section (*Danais* : see revision of the genus, Puff & Buchner, in press; *Schismatoclada* and *Payera* : see Appendix). Only if absolutely necessary, the original generic association of a specific name will be given in square brackets, e.g. "*Payera* [*Danais*] *bakeriana*" for *P. bakeriana* (Homolle) Buchner & Puff (syn. *Danais bakeriana* Homolle). *Coursiana* will be shown to be congeneric with *Payera* (see Appendix); to stress the original generic association of its only species, "*Payera* [*Coursiana*] *homolleana*" will occasionally be used.

III. TAXONOMIC HISTORY (Table 1)

Following the descriptions of *Danais* species in the nineteenth century, M^me^ Homolle (1936) published numerous new Malagasy species of the genus, mostly based on material of Baron and of French collectors such as Perrier de la Bâthie, Decary, or Humbert. New taxa were added by Cavaco (1965, 1966 and 1968*b*). In one of his publications (Cavaco, 1966), he included a key to the Malagasy and Comoro Island species he recognized. Unfortunately, this publication did not give any details on the species and, moreover, also included some new names which were not formally validated.

The same authors also dealt with *Schismatoclada*, a genus endemic to the East Malagasy region (Homolle, 1939; Cavaco, 1964, 1967, 1968*a*). Both of them accepted the genus as it was and did not at all discuss the relationships to *Danais*.

In the most recent overall treatment of the *Rubiaceae* (Robbrecht, 1988), *Danais* and *Schismatoclada* are listed amongst those genera whose taxonomic position is uncertain. In the past, the two genera have on the one hand been associated with the tribe *Cinchoneae* (subfam. *Cinchonoideae*) and, on the other, been referred to tribe *Hedyotideae* (subfam. *Rubioideae*) (see Table 1). Dealing with the circumscription of the *Cinchoneae*, Andersson & Persson (1991)

provisionally transferred both genera to the *Hedyotideae*. The arguments that have, over the years, been brought forward in favour of or against a particular placement of either of the two genera will be discussed in the final chapter.

TABLE 1 : Tribal position of **Danais**, **Schismatoclada**, **Coursiana** and **Payera** (year of establishment in brackets) according to different authors. — Abbreviation of tribes : Cin : Cinchoneae; Hed : Hedyotideae; Cin/Hed : intermediate; Cin-C : Cinchoneae-Cinchoninae; — : not dealt with.

Author	*Danais* (1799)	*Schismatoclada* (1883)	*Coursiana* (1942)	*Payera* (1878)
ENDLICHER (1838), HOOKER (1873), DRAKE (1898*b*), BREMEKAMP (1948)	Cin	—	—	—
BAILLON (1880)	Cin	—	—	"Genipeae" [1]
BAKER (1883), HOMOLLE (1939)	—	Cin	—	—
SCHUMANN (1891)	Cin	Cin	—	"Oldenlandieae" [2]
HOMOLLE (1942)	—	—	Cin	—
BOITEAU (1941)	Cin	Cin	—	—
BREMEKAMP (1952, 1966)	Hed	[Cin] [3]	Hed	—
VERDCOURT (1958)	Hed	Hed	Hed	—
CAVACO (1964, 1966, 1968*a*, 1968*b*)	Cin	Cin	Cin	—
ROBBRECHT (1988)	Cin/Hed	Cin/Hed	Cin-C	Hed
ANDERSSON & PERSSON (1991)	Hed [4]	Hed [4]	Hed [4]	—

1. "nr. *Myrioneuron*" (the latter is now placed in tribe Isertieae; cf. ROBBRECHT, 1988).
2. Is ± Hed; see text.
3. Not specifically mentioned; infers that either the inclusion in Cin was not doubted or that the genus was unknown to him; see text.
4. Provisional transfer suggested.

The genus *Coursiana* was established in 1942 by M[me] HOMOLLE, although she never specifically mentioned a type species. This was eventually rectified by CAVACO (1968*a*) by describing *Coursiana homolleana*, the only species ever described in this East Malagasy genus. M[me] HOMOLLE (1942) had made absolutely no reference to *Danais* and *Schismatoclada* when she described *Coursiana*, although she had dealt with the two genera in 1936 and 1939, respectively (see above). It is difficult to understand that she should not have been aware of the close association between these three genera. CAVACO (1968*a*) did not discuss the relationships of *Coursiana* either and uncritically accepted M[me] HOMOLLE's suggestion of placing the genus in the tribe *Cinchoneae* (subtribe *Cinchoninae*).

The tribal position of *Coursiana* was also accepted by ROBBRECHT (1988), although both BREMEKAMP (1952, 1966) and VERDCOURT (1958) had suggested a transfer to the *Hedyotideae*. ANDERSSON & PERSSON (1991) also favoured a position in the latter tribe.

Notes on and attached to herbarium sheets in P indicate that Prof. J.-F. LEROY, former director of the Paris herbarium, dealt with *Danais, Schismatoclada* and *Coursiana* in 1975. It was he who discovered that the rather ill-known monotypic Malagasy endemic genus *Payera* is

apparently closely allied to the above mentioned complex of genera. It can be reconstructed from his notes that he initially intended to transfer *Coursiana* and species of *Schismatoclada* to *Payera*. He later changed his mind and apparently thought that the complex of four genera is best combined into one genus, i.e., *Danais* VENTENAT (1799) [= *Payera* BAILLON (1878), = *Schismatoclada* BAKER (1883), = *Coursiana* HOMOLLE (1942)]. Prof. LEROY, however, never published his findings.

While Prof. LEROY's concept of "*Danais* s.l." is not accepted (see below), his discovery of the genus *Payera* being part of this alliance is certainly a highly valuable contribution which, most likely, would have remained unknown otherwise.

The genus *Payera*, originally placed in the "*Genipeae*" (BAILLON, 1880), was considered to be a member of the *Oldenlandieae* (which to some extent correspond to the *Hedyotideae* as circumscribed today) by SCHUMANN (1891). The ill-known genus was not specifically dealt with by other authors, and ROBBRECHT (1988) accepted its position in the *Hedyotideae*.

IV. RESULTS : THE CHARACTER STATES

VEGETATIVE CHARACTERISTICS

1. GROWTH FORM, STEMS

Danais : The entire genus is comprised of woody lianas or climbing shrubs, some of which may reach considerable dimensions. *D. magna* and *D. ligustrifolia*, for example, are reported to produce shoots which reach ca. 25 m into the canopy of rain forest trees. Others are less extensive; their shoots apparently do not become longer than a few meters.

The lianas of *Danais* appear to be several - to many - stemmed throughout. According to field observations by one of us (C. P.), stems are normally rather much-branched above. Ultimate branches do not twine.

Descriptions of "climbing shrubs" indicate that the basal parts of plants indeed have a fundamentally shrubby structure (i.e. several - to many - stemmed), from which markedly elongated and climbing axes arise.

If the main shoots are not yet so long that they can climb up on the surrounding higher vegetation (younger individuals!), plants may resemble "typical" shrubs. Moreover, plants growing in surroundings which lack higher vegetation, develop shoots which bend downwards to the ground and even ± creeping shoots (this, has, for example, been noted for *D. coronata*, which typically grows in forest edge vegetation). Descriptions on herbarium labels of *Danais* species as shrubs probably refer to such situations and are, therefore, somewhat misleading in that they do not reflect the true situation.

In *Danais*, younger shoots are either glabrous or somewhat hairy. If present, hairs — uniseriate and several-celled throughout — are normally rather short; only in a few species (e.g. *D. vestita* and *D. hispida*), relatively long hairs and a dense stem indumentum are present. Older stems tend to become glabrescent.

The lianaceous habit separates *Danais* from *Schismatoclada* and *Payera*. The latter are normally described as either shrubs or small trees up to a few meters tall.

In *Schismatoclada*, shoots are typically glabrous, while in *Payera* they are often densely hairy (at least the youngest parts).

In both, the ultimate parts of twigs often show conspicuous sympodial-dichasial branching (because of the invariably terminal position of the inflorescences).

2. Leaves and Stipules

a. Stipules

In all genera dealt with, the interpetiolar stipules are variable in size and shape.

Danais typically has triangular to ± deltoid or ± rounded stipules (up to ca. 8 mm, rarely to 15 mm long). There are few exceptions, e.g. *D. andribensis* with consistently bifid stipules and *D. vestita* with stipules which bear several to many fimbriate appendages; *D. brickavillensis* has rounded stipules with laciniate margins.

In both *Schismatoclada* and *Payera*, the stipules are either entire or variously divided. Quite frequently, the stipules of *Schismatoclada* are ± connate at the base; they tend to be small (to ca. 3 mm long) and often entire (e.g. *S. viburnoides*, Fig. 4, *G*) but there are also species with rather large, pluri- to multifimbriate stipules (e.g. *S. longistipula*, cf. Cavaco, 1967 : Fig. 1, *1-2*). In *Payera*, a very clear trend towards large, conspicuous, almost leaf-like stipules is noticeable (e.g. *P. glabrifolia*, Fig. 4, *E*). *P. decaryi* has elliptic to lanceolate-elliptic stipules which are to ca. 45 mm long. Not uncommonly the stipule margins are laciniate or bear fimbriate appendages. Within the genus there are, however, also small-stipuled species (e.g. *P. madagascariensis*, stipules only a few mm long).

In many taxa of all three genera, the stipules are ± persistent and frequently recognizable as dried, somewhat hardened structures on old shoot portions. Large-stipuled *Payera* species appear to be an exception (stipules often disappear together with the leaf-blades).

Colleters are normally present on the inside and on the margins of the stipules. The conical colleters correspond to the standard type which is known to occur in many other taxa of the *Rubiaceae* (cf. Robbrecht, 1988).

b. Leaf morphology

In all genera dealt with, decussate leaf arrangement predominates. In a few taxa of *Danais*, however, true whorls of three and/or four do occur regularly (e.g. *D. coronata, D. verticillata* and *D. volubilis*; within *D. cernua*, both decussate and ternate leaf arrangement was observed). Also *Schismatoclada marojejyensis* has leaves arranged in whorls of three.

The leaves are typically petiolate. In *Danais* and *Payera*, petiole lengths range from ca. 1.5 to ca. 35 mm. In some taxa, e.g. morphs of *D. pubescens* or *P. coriacea*, petioles are short (ca. 1.5-3 mm); *D. verticillata* has subsessile leaves. The longest petioles, to ca. 30-35 mm long, occur in *D. magna* and *D. decaryi*. In *Schismatoclada*, petioles tend to be very short to short (i.e., 1 to 10 mm); due to long-cuneate leaf-blade bases leaves may even be subsessile (e.g. *S. humbertiana*).

Sizes and shapes of the leaf-blades vary considerably within the genera (and sometimes also within individual species).

Common are size ranges from ca. 20 to 120 mm. Exceptions are *P. decaryi*, with leaf-blades to over 300 mm long, morphs of *D. pubescens* ("*D. nummularifolia*-forms", see PUFF & BUCHNER, in press) with blades less than 20 mm long, and *S. marojejyensis*. The latter is a microphyllous species (blades hardly more than 10 mm long) occurring in "ericoid" high mountain vegetation.

Obovate, ovate, elliptic, elliptic-lanceolate to linear-lanceolate leaf-blade shapes are frequent. Apices are often acuminate (very conspicuous, long-acuminate in, e.g., *D. tsaratananensis*), shortly pointed or ± rounded; emarginate apices (e.g. in morphs of *D. pubescens*) are rather rare. The bases of the blades are most commonly (±) cuneate.

Most (or all?) taxa of all three genera appear to have evergreen leaves. While the leaves of all *Schismatoclada* species seem to be invariably rather thick and leathery, both in *Danais* and *Payera*, two groups of taxa can be distinguished. One has thick, leathery (distinctly coriaceous) leaves (e.g. *D. fragrans, D. volubilis, D. coronata*; *P. coriacea*). The other has leaves which tend to be relatively thin (less distinctly coriaceous; e.g. *D. microcarpa, D. ligustrifolia*; *P. decaryi*). The rather thinnish leaves of some taxa of *Payera* might be short-lived and deciduous, but this needs confirmation in the field.

Especially for taxa of *Payera* it seems to be characteristic that leaves are crowded on the very terminal parts of long shoots (e.g. *P. decaryi*, Fig. 4, *D*).

In *Danais* and *Payera*, there are both glabrous and hairy taxa; in contrast, the leaves of *Schismatoclada* tend to lack an indumentum. In hairy taxa, the indumentum, although invariably comprised of uniseriate, pluricellular hairs, varies in extent and length and shape of the hairs. The leaf blades are either hairy above and below (e.g. *P. homolleana*), or only on one of the surfaces, or only on the midrib below (e.g. *P. beondrokensis*). Hairs may be short or long and ± curled and dense (woolly to velvety indumentum, e.g. *D. vestita, D. pubescens*).

Rather frequently, the indumentum varies within taxa, i.e., in essentially "hairy" taxa, there may be morphs in which the indumentum is only sparsely developed or almost lacking (e.g. in *D. hispida* or *D. pubescens*).

The venation of the leaf blades is conspicuous in some taxa of *Danais* and *Payera*. Due to raised secondary and higher order veins, reticulate venation patterns may either be very prominent on the upper (e.g. *D. aurantiaca*) or on the lower blade surface (e.g. *P. homolleana*).

c. LEAF ANATOMY (Fig. 1-2; Table 2)

— Epidermis, incompletely multiple epidermis; hypodermis

In all three genera dealt with, the **lower epidermis** is always smaller-celled than the upper. Without exception, it was found to be one-layered and contains the stomata (leaves of all taxa are hypostomatic). The **stomatal apparatus** invariably is of the characteristic "rubiaceous type" (WILKINSON, 1979). The stomata are sometimes slightly raised (cf. Fig. 1, *F*; 2, *F*). Very markedly and conspicuously raised stomata, as depicted for *P.* [*Coursiana*] *homolleana* (HOMOLLE, 1942; Fig. 2), were not detected. Wax crystals were rather frequently noted in the area of the stomata and also elsewhere on the lower surface (e.g. *D. fragrans*, Fig. 1, *B-C*).

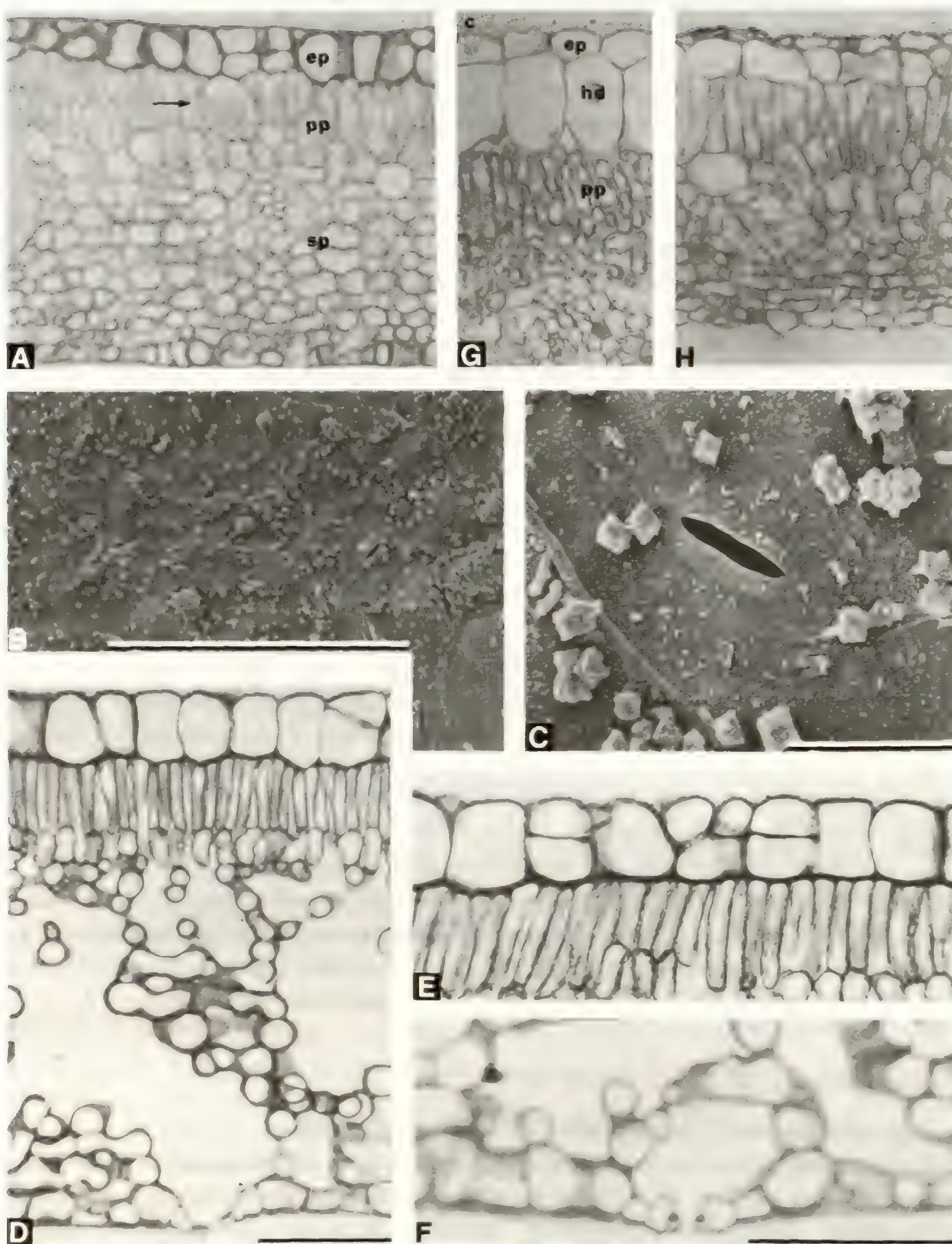


Fig. 1. — A, D-H, leaf sections of **Danais** species : A, *D. fragrans*; D-F, *D. volubilis*; E, detail showing incompletely multiple epidermis and palisade cells; F, detail of spongy mesophyll, lower epidermis and stoma; G-H, species with epi- and hypodermis; G, *D. pubescens*; H, *D. microcarpa*. — B-C, SEM-graphs of lower leaf surface of *D. fragrans* showing wax crystals and stoma (C). — ep, epidermis; hd, hypodermis; pp, palisade parenchyma; sp, spongy mesophyll. — Scale bars : 100 μm (A = D = G = H; B; E = F); 10 μm (C).

As regards the **upper epidermis**, the situation is heterogeneous. In *Schismatoclada* and all but one of investigated *Payera* species, there is a single layer of large cells (Fig. 2, *C-D*). In *Danais*, there are two groups of taxa. In one (taxa with relatively thin, although evergreen leaves, *D. microcarpa* and others, cf. Table 2), a "normal" single-layered upper epidermis is present, but below it there is a conspicuous, continuous **hypodermis** layer comprised of cells roughly three times as large as those of the epidermis (Fig. 1, *G-H*; 2, *A-B*). In the other group (taxa with thick, leathery leaves, *D. fragrans* and others, cf. Table 2), there is an "incompletely" (i.e., not continuously) several-(normally two-)layered epidermis (Fig. 1, *A*, *D-E*). As opposed to a true hypodermis (for information on the ontogeny of leaf blades and the origin of hypodermal layers see Napp-Zinn, 1973), the multiple epidermis apparently comes about by the development of cross walls parallel to the upper-surface. This characteristic epidermis structure has, by the way, been illustrated correctly for *D. volubilis* by Dubard & Dop (1925 : Fig. IV, *1*, as "*Alleizettea bracteata*").

The upper epidermis has a **cuticle** which, particularly in the coriaceous-leaved taxa, may be very thick and conspicuous. The cuticle of the lower epidermis generally is considerably thinner.

Table 2 : Selected leaf anatomical characters of **Danais, Schismatoclada** and **Payera**. — * = based on the investigation of preserved material (all others : herbarium material). — # several hypodermis layers; see text.

Rather small-celled upper epidermis, large-celled hypodermis below it	Large-celled, mostly incompletely multiple upper epidermis; hypodermis absent	"Normal" large-celled upper epidermis; hypodermis absent
Danais aurantiaca *D. cernua* *D. hispida* *D. humblotii** (Fig. 2, *A-B*) *D. ligustrifolia* *D. magna* *D. microcarpa** (Fig. 1, *H*) *D. nigra* *D. pubescens** (Fig. 1, *G*) *D. rhamnifolia* *D. verticillata*	*Danais* : *D. andribensis* *D. coronata* *D. dauphinensis* *D. fragrans** (Fig. 1, *A*) *D. terminalis* *D. tsaratananensis* *D. vestita* *D. volubilis** (Fig. 1, *D-F*)	*Schismatoclada* : *S. humbertiana* *S. marojejyensis* *S. psychotrioides* (Fig. 2, *C*)
*Payera coriacea** (Fig. 2, *E-F*)#		*Payera* : *P. decaryi* (Fig. 2, *D*) *P. [Coursiana] homolleana**

— **Mesophyll**

In all three genera, the palisade parenchyma is always much less extensive than the spongy mesophyll. The former is normally made up of two to three layers of elongated, cylindrical (e.g. *D. volubilis*, Fig. 1, *D-E*) to ± isodiametric (e.g. *P. decaryi*, Fig. 2, *D*), rather tightly packed cells. Numerous idioblasts filled with raphides tend to present particularly in the

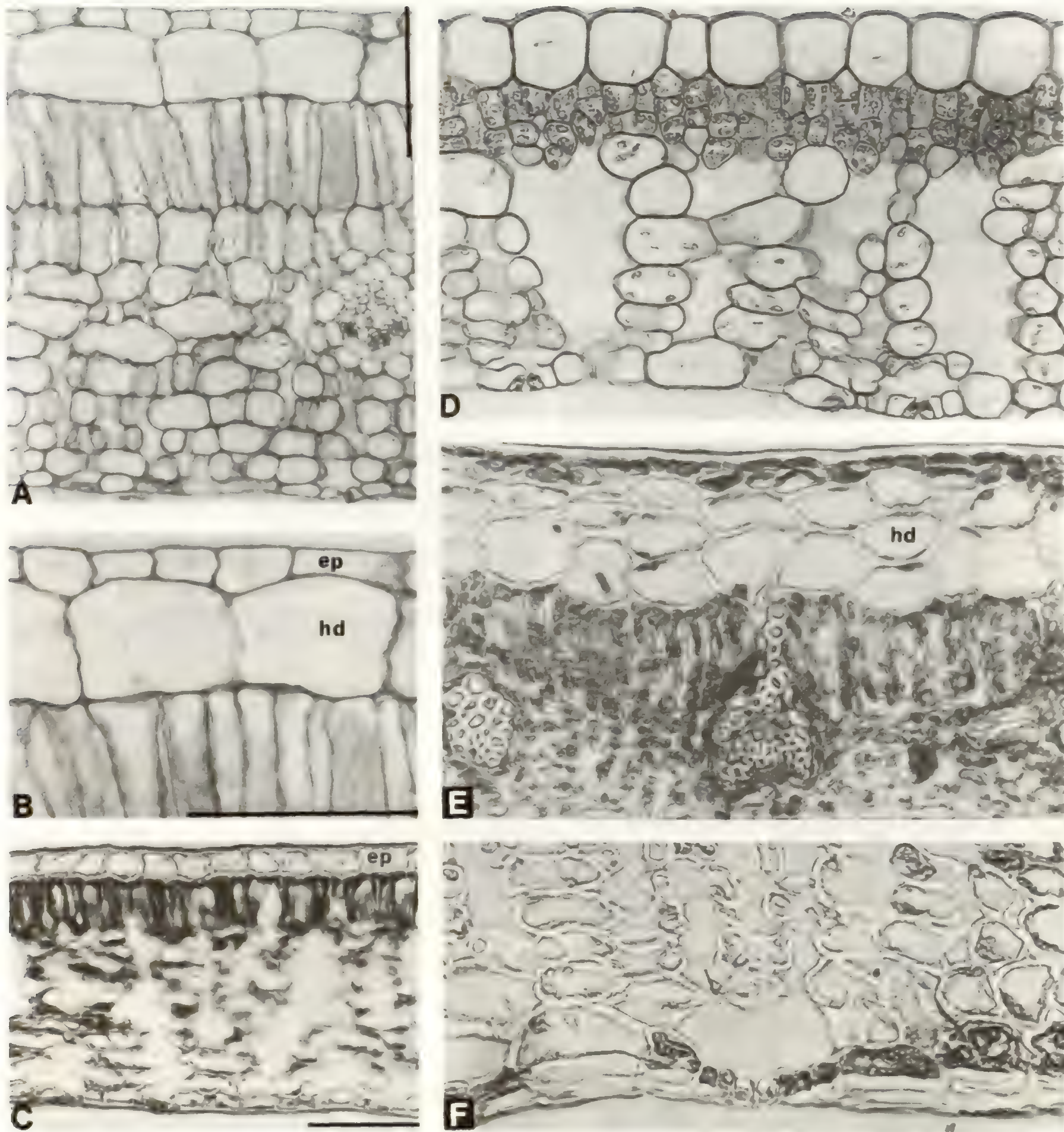


Fig. 2. — Leaf sections : **A-B**, **Danais humblotii** ; **B**, detail showing epi- and hypodermis. — **C**, **Schismatoclada psychotrioides**. — **D**, **Payera decaryi**. — **E-F**, **P. coriacea** ; **E**, note epidermis and several hypodermis layers and vascular bundles with sclerenchymatic bundle sheaths ; **F**, part of spongy mesophyll, lower epidermis and stoma. — C, E-F, from reconstituted herbarium material. — Abbreviations as in Fig. 1. — Scale bars : 100 μm (A ; B = D = F ; C = E).

palisade layer (Fig. 1, *A*). The spongy mesophyll is either rather compact (especially in *Danais*, e.g. *D. fragrans, D. microcarpa, D. pubescens*, Fig. 1, *A, G-H*) or very loose, containing large intercellular spaces (*Danais, Schismatoclada* and *Payera spp.*, e.g. *D. volubilis, S. psychotrioides, P. decaryi*; Fig. 1, *F*; 2, *C-D*).

— **Veins**

Major veins (i.e., mid-rib and primary lateral veins) normally interrupt the mesophyll. A massive bundle sheath is either found above and below the actual bundle, or entirely surrounds it. The sheath is either sclerenchymatic in the immediate vicinity of the bundle and parenchymatic towards to upper and lower epidermis (e.g. *D. fragrans*) or sclerenchymatic and thick in its entirety (e.g. *D. aurantiaca* or *P. coriacea*).

Smaller vascular bundles are normally embedded in the spongy mesophyll; their sheaths tend to be confined to one or a few layers of parenchymatic or sclerenchymatic cells which do not extend to the epidermis (e.g. *P. coriacea*, Fig. 2, *E*).

FERTILE REGION

3. Inflorescences (Fig. 3-4)

The basic inflorescence structure of all genera dealt with here is in conformity with the "basic type of *Rubiaceae* inflorescence" as defined by Weberling (1977), i.e., a many-flowered thyrse or pleiothyrse (or thyrso-paniculate?) inflorescence with an end (terminal) flower.

With regard to the position of the inflorescence in relation to the main axis, the genera show differences : *Schismatoclada* and *Payera* invariably have terminal inflorescences (cf. Fig. 3, *F-K*; 4, *D-G*). In addition to the "main" terminal inflorescence, there may sometimes also be a few solitary or paired axillary inflorescences arising further below on the main axis, but strictly axillary inflorescences seem to be entirely lacking.

In *Danais*, in contrast, there are two groups of species, one with predominantly terminal inflorescences (e.g. *D. rhamnifolia*, Fig. 3, *E*, etc.), the other with predominantly axillary inflorescences (e.g. *D. cernua, D. coronata*, etc.; cf. Fig. 3, *A-D*; 4, *A-C*), whereby the latter are paired or — depending on the leaf arrangement — also whorled. The latter category represents proliferating inflorescences (*sensu* Weberling, 1977; Fig. 3, *A*), in which the main axes remain in vegetative state. Proliferation does, however, not appear to be strictly obligatory in these taxa; it was sometimes observed that (although normally rather small) terminal inflorescences may occasionally be produced in addition to the axillary inflorescences.

Axillary inflorescences invariably arise in the axils of foliage leaf-like bracts. Bracts in the ultimate inflorescence regions are usually small to minute. Only in extensive, terminal inflorescences, bracts in the very basal portions may still be ± foliage-leaf like; further up they soon become considerably smaller.

It deserves mentioning that, especially in *Danais spp.*, bracts in the distal inflorescence portions are often no longer strictly opposite but somewhat displaced (cf., for example, Fig. 3. *G-H*).

The following modifications of the presumably basic, extensive, many-flowered thyrsic or thyrso-paniculate type occur (Fig. 3) :

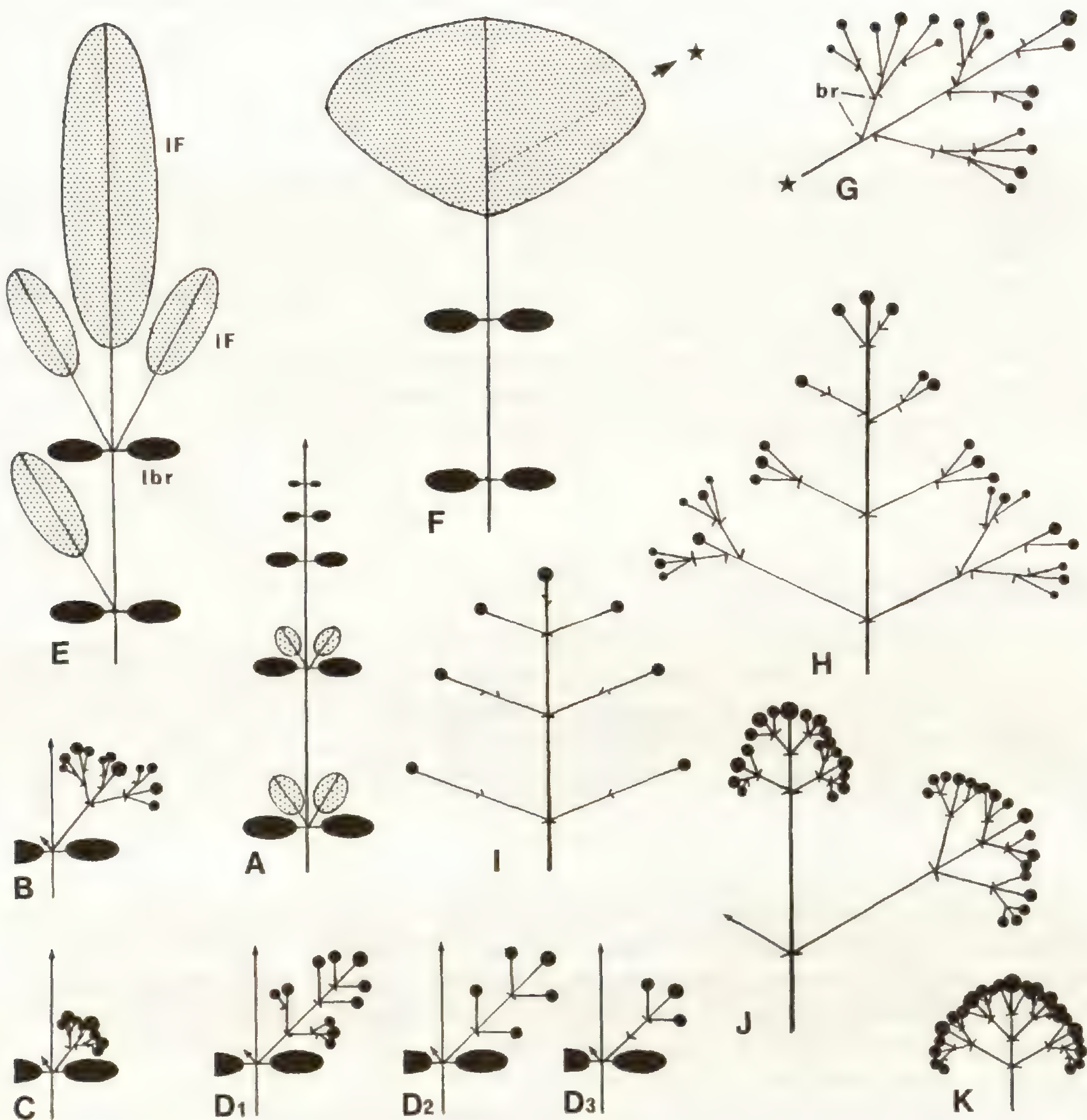


Fig. 3. — Inflorescences of **Danais**, **Schismatoclada** and **Payera** (schematic) : **A**, **E-F**, diagrams of axillary and terminal inflorescence systems (IF, inflorescence; lbr, foliage leaf-like bract), all others stick diagrams of partial or entire inflorescences (br, small to minute bracts). — **A-D**, *Danais*, axillary inflorescences; **A**, diagram showing proliferating main axis; **B**, pedunculate axillary inflorescence (e.g. *D. hispida*); **C**, ± sessile axillary inflorescence (e.g. *D. cernua*); **D_1-D_2**, *D. coronata*, increasingly reduced (i.e., fewer-flowered) axillary inflorescences. — **E**, terminal inflorescence and additional axillary inflorescences arising below (*Danais spp.*, e.g. *D. rhamnifolia*). — **F-K**, terminal inflorescence found in all three genera. — **G**, partial inflorescence from F (e.g. *D. humblotii*, *Schismatoclada spp.*). — **H-I**, increasingly reduced (i.e., fewer-flowered) inflorescences (species pair *D. nigra* and *D. terminalis*). — **J-K**, increasing congested and ± head-like inflorescences (especially *Schismatoclada* and *Payera* species). — Axes mostly not drawn to scale; in congested inflorescence types, internodes are shown longer than they actually are; black dots represent flowers, dot diameters indicate opening sequence (a terminal flower of a 3-flowered cyme is shown as a larger dot than the two lateral flowers). — Further explanations in the text.

1. *Increasing depauperation of a thyrse*

In the extreme, the inflorescence is only very few-flowered, and partial inflorescences may not be more than one-flowered (i.e., consist of the terminal flower only); *Danais terminalis* (Fig. 3, *I*) is an example for this. In *Schismatoclada marojejyensis*, the entire terminal inflorescence seems to have become one-flowered : only ± sessile solitary flowers are present (cf. HUMBERT, 1955*a* : Fig. 10, *13*, also reproduced in CAVACO, 1968*a* : Fig. 3, *10*).

2. *Increasing congestion of partial or entire inflorescences* (due to the shortening of inflorescence axes, i.e., peduncles and pedicels)

In the case of taxa with very extensive terminal inflorescences, this results in the formation of head-like clusters in the ultimate inflorescence portions (e.g. *D. breviflora* or *P. decaryi*, Fig. 4, *D*; Fig. 3, *J*). Less extensive terminal inflorescences may become congested and head-like in their entirety (e.g. *P. glabrifolia* : Fig. 3, *K*; Fig. 4, *E*).

In *Danais* species with axillary inflorescences, shortening of all inflorescence axes results in the formation of sometimes rather dense flower clusters in the axils of foliage leaves (cf. Fig. 3, *C*); ± stalked, head-like axillary flower clusters result if the basal internodes of an inflorescence remain largely unshortened (Fig. 3, *B*).

3. *Change in the branching of the ultimate elements of partial inflorescences*

The typical situation is "normal" sympodial-dichasial branching (three-flowered cymes; Fig. 3, D_3), but it is not too uncommon that partial inflorescences show a clear trend towards sympodial-monochasial branching, i.e. towards the formation of scorpioid cymes (cf. Fig. 3, *G*); this was noted in taxa of all genera dealt with.

4. FLOWERS

In all genera dealt with here, the flowers are typically 5- (occasionally 4- or 6-) merous and have a bicarpellate inferior gynoecium. Invariably, flowers are hermaphrodite and show heterodistyly (also cf. V. Reproductive Biology).

a. CALYX

The calyx is inserted on the roof of the inferior ovary and is mostly comprised of only the free calyx lobes. Rather infrequently (e.g. *D. fragrans*; *P. conspicua*), the calyx lobes are united below to form a (very) short tubular part.

Danais, Schismatoclada and *Payera* show general agreement in the shape and size range variation of the calyx lobes. The latter are often ± triangular, lanceolate to linear-lanceolate. Sizes range from less than 0.5 mm to ca. 10 mm.

In *Danais*, small, broadly to narrowly triangular calyx lobes (less than 0.5 mm to ca. 3 mm long) predominate; longer, often linear-lanceolate to ± filiform calyx lobes are restricted to few taxa (e.g. *D. andribensis* and *D. volubilis* : to 8-9 mm long). Calyces of *Danais* are either glabrous or hairy on the outer and/or the inner side. The presence of colleters is frequent in the sinuses between two adjacent calyx lobes (e.g. *D. volubilis*, Fig. 5, *C*); less commonly, colleters also occur to their margins.

Schismatoclada agrees with *Danais* in calyx lobe sizes and shapes, but the calyces appear to be always glabrous.



Fig. 4. — A, **Danais fragrans**, short-styled morph. — **B-C**, **Danais volubilis**, long-styled morph; note valvate-reduplicate aestivation (thick arrow) and widened part of the corolla tube housing the anthers (thin arrow). — **D**, **Payera decaryi**; note conspicuous bracts (arrows) and compare with F. — **E**, **P. glabrifolia**, note large stipules (arrows). — **F**. **P. conspicua**. — **G**, **Schismatoclada viburnoides**. — F-G reproduced from DRAKE (1898*a* : plate 450 and 455, respectively).

Although calyx structure in *Payera* is not uniform, there is nevertheless a very clear trend towards very elongated, narrow (linear-lanceolate to ± filiform) calyx lobes, several times as long as the ovary (cf. Fig. 4, *D-F*). The calyces are mostly hairy.

b. Disk

Taxa of all genera dealt with are characterized by the presence of a ring-like, slightly to conspicuously raised disk inserted on the roof of the inferior ovary.

At least in all species of *Danais* investigated in detail and in *Payera decaryi*, the upper surface of the disk is beset with papillae or short hairs. Numerous idioblasts filled with raphides are found in the interior of the disk (Fig. 5, *F*). In *P. decaryi* it was observed, that the disk tissue also contains sclerenchymatic cells.

c. Corolla

The entire genus complex is characterized by having a typically 5-merous corolla comprised of a tubular part of varying shape and size and lobes which are arranged in a ± right angle to the tube or ± reflexed.

— **Corolla tube**

Generally, corolla tubes are broadly to narrowly funnel-shaped or cylindrical. In all genera dealt with, the lengths range from a few mm (as little as ca. 2 mm : e.g. *D. breviflora, P. bakeriana*) to ca. 20 mm (e.g. *D. coronata, S. viburnoides*); in *Payera* and *Schismatoclada*, tubes may occasionally be up to ca. 30 mm long (e.g. *P. coriacea, S. marojejyensis*). In general, taxa with longer corollas always have ± strictly cylindrical tubes (also see Reproductive Biology, below).

It is particularly noteworthy that in several (but not all) species of *Danais* (e.g. *D. breviflora, D. coronata, D. humblotii, D. rhamnifolia, D. tsaratananensis*), *Schismatoclada* (e.g. *S. humbertiana*) and *Payera* (e.g. *P. coriacea, P. decaryi*), corolla tubes have basal splits (Fig. 5, *C-D*). These short splits (1 mm or less long) are always found near the very base of the corolla tube and represent gaps between two adjacent, otherwise fused petals.

The occurrence of such corolla tube splits (recorded for the first time for the genera in question) is also known from a number of other *Rubiaceae* (see survey of " basal corolla tube fenestrations " in Robbrecht, 1988; compare also illustrations in Puff & Igersheim, 1991).

In all genera dealt with, the inner surface of the corolla tube is mostly hairy. Especially in *Danais*, the indumentum particularly in the region of the throat is often very dense : white or whitish, rather long, uniseriate and unicellular hairs are present which frequently extend from the throat and obscure the entrance to the tube (e.g. *D. fragrans* : short-styled flowers; see also Reproductive Biology, below).

As regards the external indumentum of the corolla, there are differences between the genera. In *Danais* and *Schismatoclada*, the outside of the corollas, in general, is glabrous or nearly so (there are, however, exceptions : e.g. morphs of *D. pubescens* which may have a pronounced outer corolla indumentum; *S. villiflora*, with long hairs on the outside of the corolla lobes). *Payera*, in contrast, is characterized by corollas (corolla tubes) whose outside is " silvery hairy ", i.e., densely covered with adpressed, silvery-white hairs.

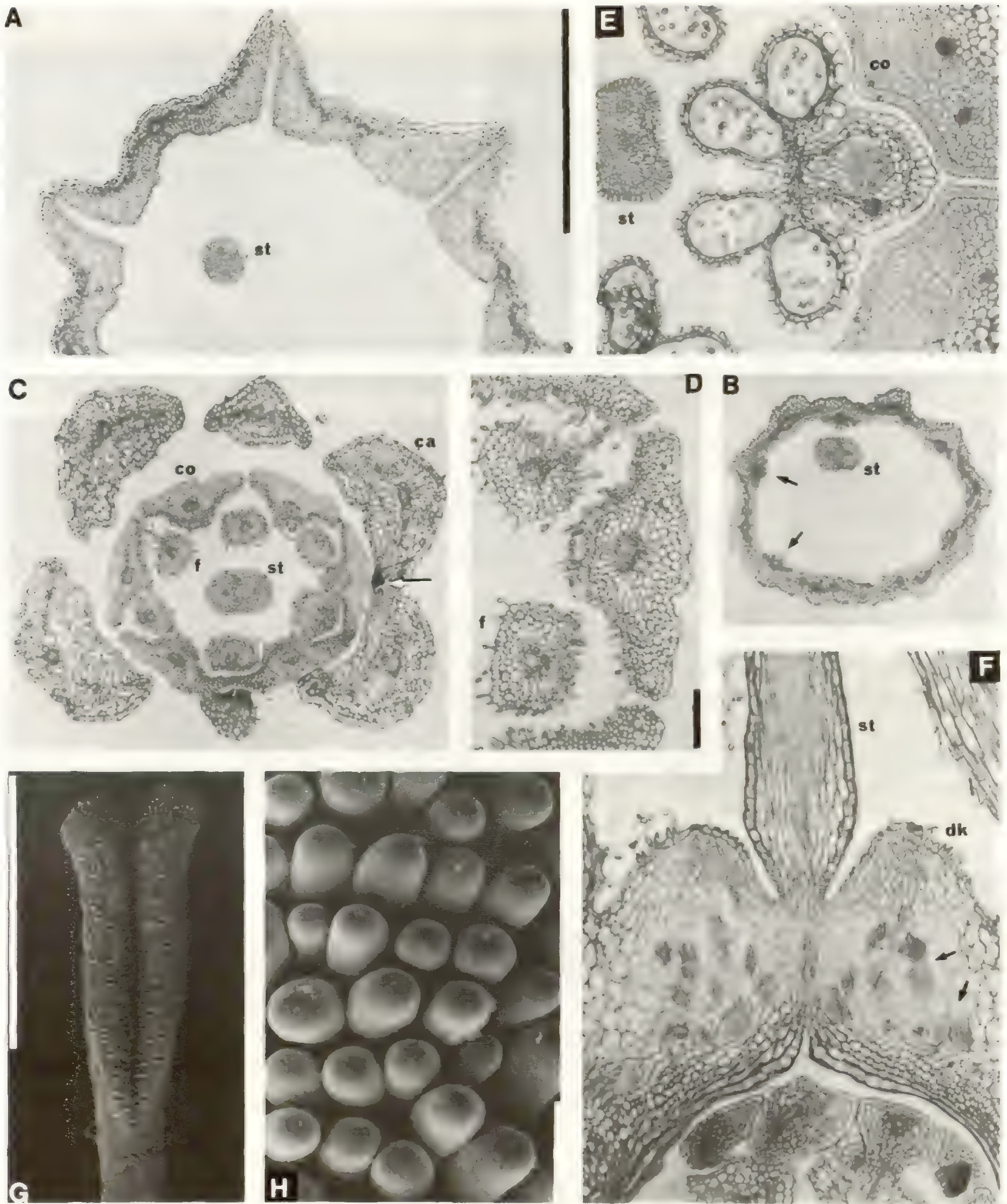


Fig. 5. — Floral anatomy and style and stigma of **Danais** (**E-F**, *D. fragrans*, all others *D. volubilis*) : **A-D**, bud shortly before anthesis (long-styled morph), sections at different levels ; **A**, in the region of the corolla lobes, note valvate-reduplicate aestivation ; **B**, approximately mid-tube, note filament-like tissue fused to the corolla tube (arrows) ; **C-D**, near base of tube, note corolla tube splits and free filaments (f), the arrow points to a sectioned colleter (in the sinus between two calyx lobes, ca) ; **D**, detail of C ; **E**, cross section of anther ; **F**, longitudinal section through apical part of ovary (shortly before anthesis), note disk (dk) with raphide containing idioblasts (arrows) ; **G**, SEM-graph of uppermost part of style and stigma lobes (from short-styled morph) ; **H**, detail of G, stigmatic papillae. — co, corolla ; st, style. — Scale bars : 1 mm (A = B = C ; D = E = F ; G) ; 50 µm (H). — Further explanations in the text.

— **Corolla lobes**

In *Danais* and *Schismatoclada*, the aestivation of the corolla lobes is valvate-reduplicate, i.e., the margins of adjacent lobes are bent outward in bud (cf. Fig. 4, *B-C*; 5, *A*). In contrast, *Payera* has valvate aestivation in the strict sense (cf. ROBBRECHT, 1988 for a survey of aestivation types in the *Rubiaceae* and their definition).

Corolla lobes, generally oblong or ± elliptic- to linear-lanceolate in shape, do not exhibit any significant differences between the three genera.

d. ANDROECIUM

As all genera dealt with here are heterodistylous (cf. Reproductive Biology), two floral morphs are present : one with anthers long exserted (stamens with long, filiform filaments), the other with the entire stamens included in the corolla tube (almost sessile anthers).

It is noteworthy that — below the actual point of insertion of the free filaments to the corolla — filament-like tissue strands, attached to the inner tube surface (cf. Fig. 5, *B*), can be traced all the way down to the base of the tube (as, for example, in *Paederia*; cf. Figs. *in* PUFF & IGERSHEIM, 1991). In taxa with basal corolla tube splits, free strands are again seen immediately inside the splits (Fig. 5, *C-D*). In contrast to numerous *Rubiaceae*, vascular supply of the filaments is not fully immersed in the corolla tube tissue.

The anthers are elongate (length to width ratio > 2 :1) and medidorsifixed throughout. Anther structure (Fig. 5, *E*) agrees with that found in the majority of other *Rubiaceae*. There are two thecae with two pollen sacs each ; the pollen sacs, differing slightly in size and arranged somewhat asymmetrically, dehisce lengthwise; conspicuous connective processes are absent.

e. GYNOECIUM

The gynoecium of *Danais*, *Schismatoclada* and *Payera* is, without exception, bicarpellate. There is always a common (fused) style and two ± filiform stigmatic branches.

The two stigma lobes are beset with roundish papillae (Fig. 5, *G-H*). Due to the presence of heterodistyly (cf. Reproductive Biology), stigmas and upper style portion are either exserted or both style and stigmas remain included in the corolla tube.

Microtome sections of both style and stigma tissue of *Danais spp.* always revealed the presence of raphide-containing idioblasts and a well developed stylar canal in the basal part of the style.

— **Ovary** (Fig. 6, 9)

There is no fundamental difference in ovary structure between *Danais*, *Schismatoclada* and *Payera*. A massively developed septum causes the ovary to become bilocular. There is a large, peltate placenta with numerous ovules in each locule. The placenta is inserted on the septum itself, the area of insertion is long, encompassing at least a third of the length of the entire septum.

In *Payera* and *Danais*, for which detailed data based on either microtome sections or a combination of both SEM and LM investigations are available, the placenta is ± heart-shaped due to a ± V-shaped vertical notch in its apical part (clearly visible the tangential sections of locules; cf. Fig. 6, *A*). Corresponding cross sections reveal that the placenta is

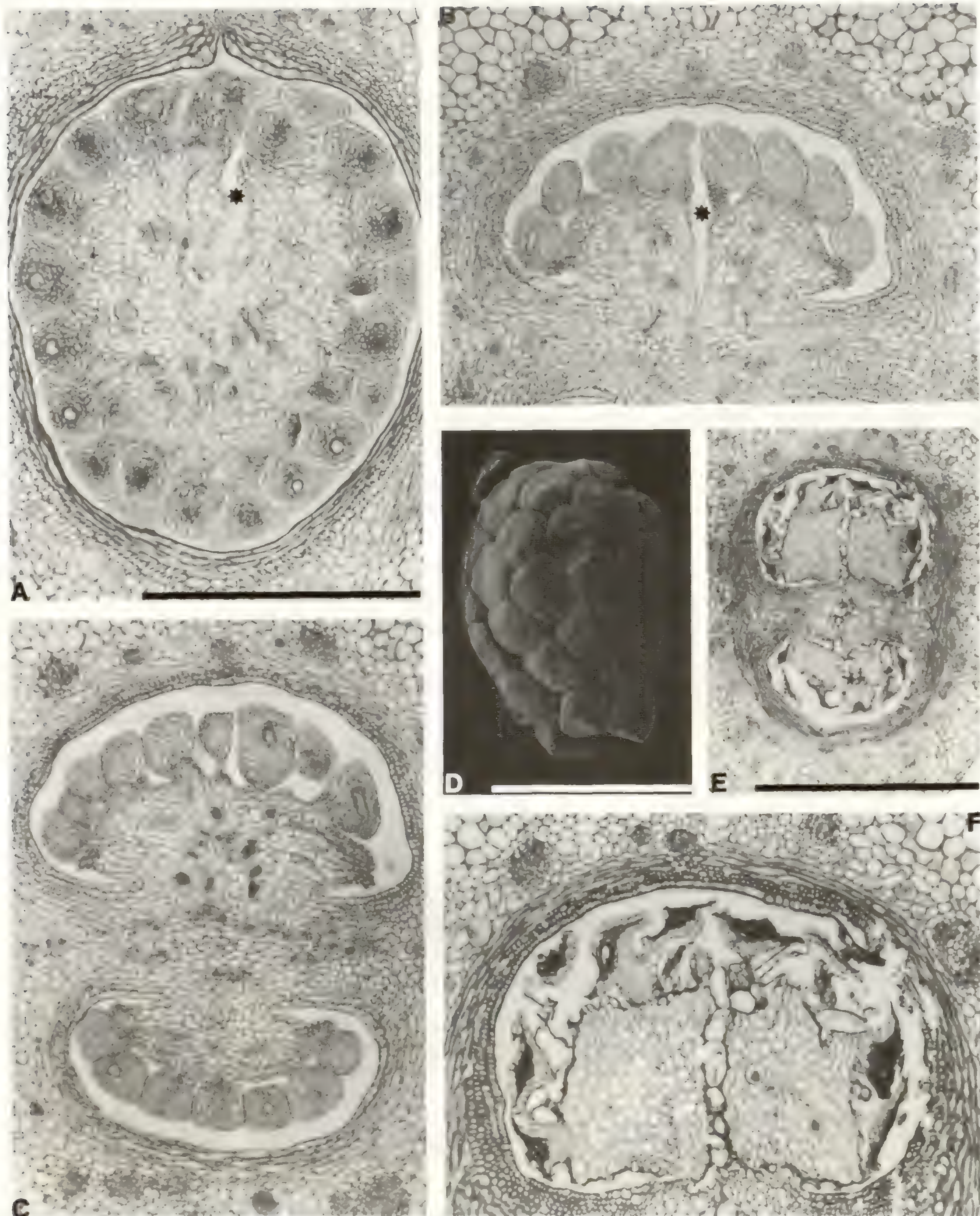


Fig. 6. — Ovary and fruit of **Danais fragrans** : **A**, tangential section of ovary shortly before anthesis, note the V-like notch (*) in the upper part of the placenta (compare with B); **B-C**, same developmental stage as A, cross sections at different levels, **B**, from upper third of ovary, **C**, from about the middle; **D**, SEM-graph of removed placenta covered with ovules; **E-F**, cross sections from the upper third of immature to ± mature fruit; note split in the placenta and large, loose cells in the septum (loculicidal dehiscence!). — Scale bars : 1 mm (E); 0.5 mm (A = B = C = F; D). — Further explanations in the text.

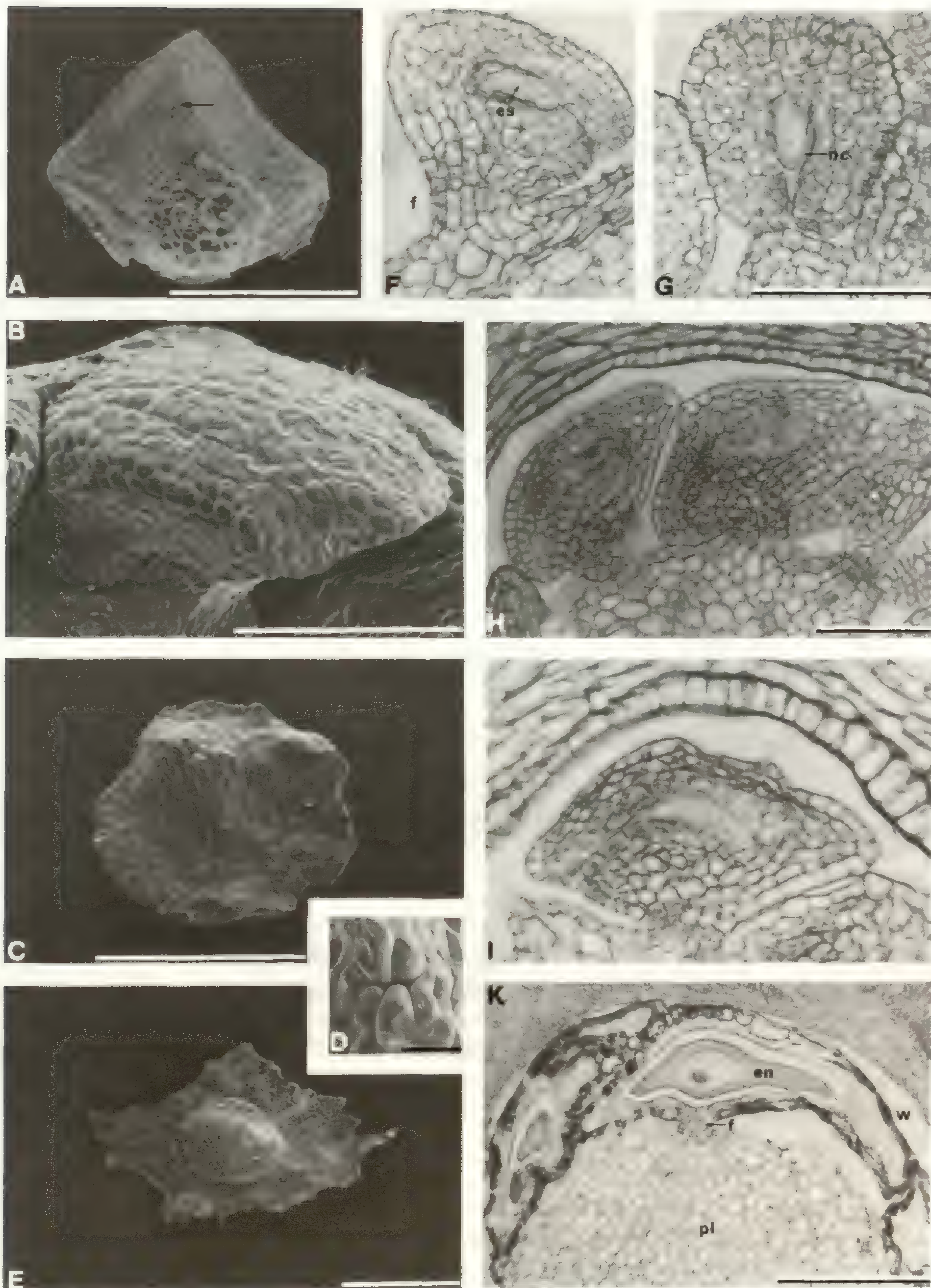


Fig. 7. — Development of the ovule of **Danais fragrans** : **A-E**, SEM-graphs ; **A**, young ovule from below, the arrow points to the micropyle ; **B**, same developmental stage as A, side view ; **C**, immature seed from below ; **D**, detail of C, showing micropyle ; **E**, mature seed from above. — **F-K**, LM documentation ; **F-G**, longitudinal and tangential sections of ovule, same developmental stage as A ; **H**, portion of placenta with a few ovules, note beginning development of the wing, **I**, as H, detail ; **K**, portion of a fruit with immature seed (endosperm, en, and embryo not yet fully differentiated, integument layers below the exotesta partially still intact). — es, embryo sac ; f, funicle ; nc, nucellus ; pl, placenta ; w, wing. — Scale bars : 1 mm (C ; E) ; 0.5 mm (K) ; 100 μm (A ; B ; D ; F = G = I ; H).

clearly two-parted in this region (Fig. 6, *B*); in cross sections made further below this is no longer present and the placenta shows a uniform structure (Fig. 6, *C*; 9, *B*). — As will be documented below, the placenta of mature fruits will normally split in the region of this cleft (loculicidal dehiscence from the apex of the fruit downwards; see IV.5. Fruits).

— **Ovules** (Fig. 7, *A-B, F-I*)

The ovules are, as characteristic for the *Rubiaceae* as a whole, tenuinucellate and possess a very massive integument. At least in *Danais* (the only genus for which adequate preserved material was available), the ovules are hemianatropous (Fig. 7, *F*). The hardly curved embryo sac is almost perpendicular to the short funicle. The micropylar canal is slightly curved downwards; Fig. 7, *A* and *F* illustrate the position of micropyle in relation to the funicle.

The shape of the ovules changes in the course of floral development. In earlier stages (i.e., in bud) they are still ± elliptic in side view, as it is characteristic for numerous other multiovulate *Rubiaceae* (Fig. 7, *F*; ± angular, probably for spatial reasons, if viewed from above or below, Fig. 7, *A*). The ovules soon start developing flattened outgrowths both in the region of chalaza and at the micropylar end. These outgrowths, originating by local divisions in the integument tissue, may either be very symmetrical or ± asymmetrical (i.e., better developed on one than on the other side; cf. Fig. 7, *H*). Ovules with symmetrical outgrowths may have a shape resembling that of a one-legged table, whereby the "table leg" corresponds to the funicle of the ovule (Fig. 7, *I*; compare with Fig. 7, *C*, immature seed). At or immediately after anthesis, the ovules already approach in shape the winged seeds that are so characteristic for *Danais*, *Payera* and *Schismatoclada* (cf. IV.6. Seeds).

f. The carpel wall and its differentiation from bud to mature fruit stage in **Danais** and **Payera** (Fig. 8; 9, *A-C*)

Already in early developmental stages (i.e., in bud), the carpel wall shows a clear differentiation into three layers (Fig. 8, *A*). As they correspond to exo-, meso- and endocarp in fruit stage, these terms will be used throughout in the descriptions below.

Both the **exo-** and **mesocarp** are comprised of parenchymatic cells which form a ± thick layer. At least the exocarp does not undergo very marked changes during the development from ovary to fruit (compare, for example, Fig. 8, *A* and *B*). In some taxa (e.g. *D. volubilis*), the mesocarp becomes squashed during fruit maturation (Fig. 8, *B*); in others, it hardly changes (e.g. *D. humblotii, P. decaryi*, Fig. 8, *C-D*; 9). The vascular supply of the ovary/fruit is embedded in the mesocarp parenchyma; the vascular bundles largely run parallel to the longitudinal axis (i.e. vertically). Per carpel, there are typically a dorsal, two lateral, and another two marginal bundles. The bicarpellate ovary/fruit, therefore, basically has 10 main bundles. Due to splitting of bundles, however, their number is very often increased (further splitting of bundles), the actual number is usually higher. On the border between meso- and endocarp, an almost complete ring of idioblasts filled with raphides is present from relatively early stages of development onwards.

The **endocarp** experiences the most drastic changes during development. In bud stage, it is still thin but, nevertheless, recognizable as a few layers of sclerenchymatic cells (e.g. *D. fragrans, Fig. 6, A-C*; 8, *A*). With increasing age, the endocarp becomes considerably thicker (Fig. 6, *E-F*; also compare sections of immature and mature fruits of *P. decaryi*, Fig. 9, *A-B*

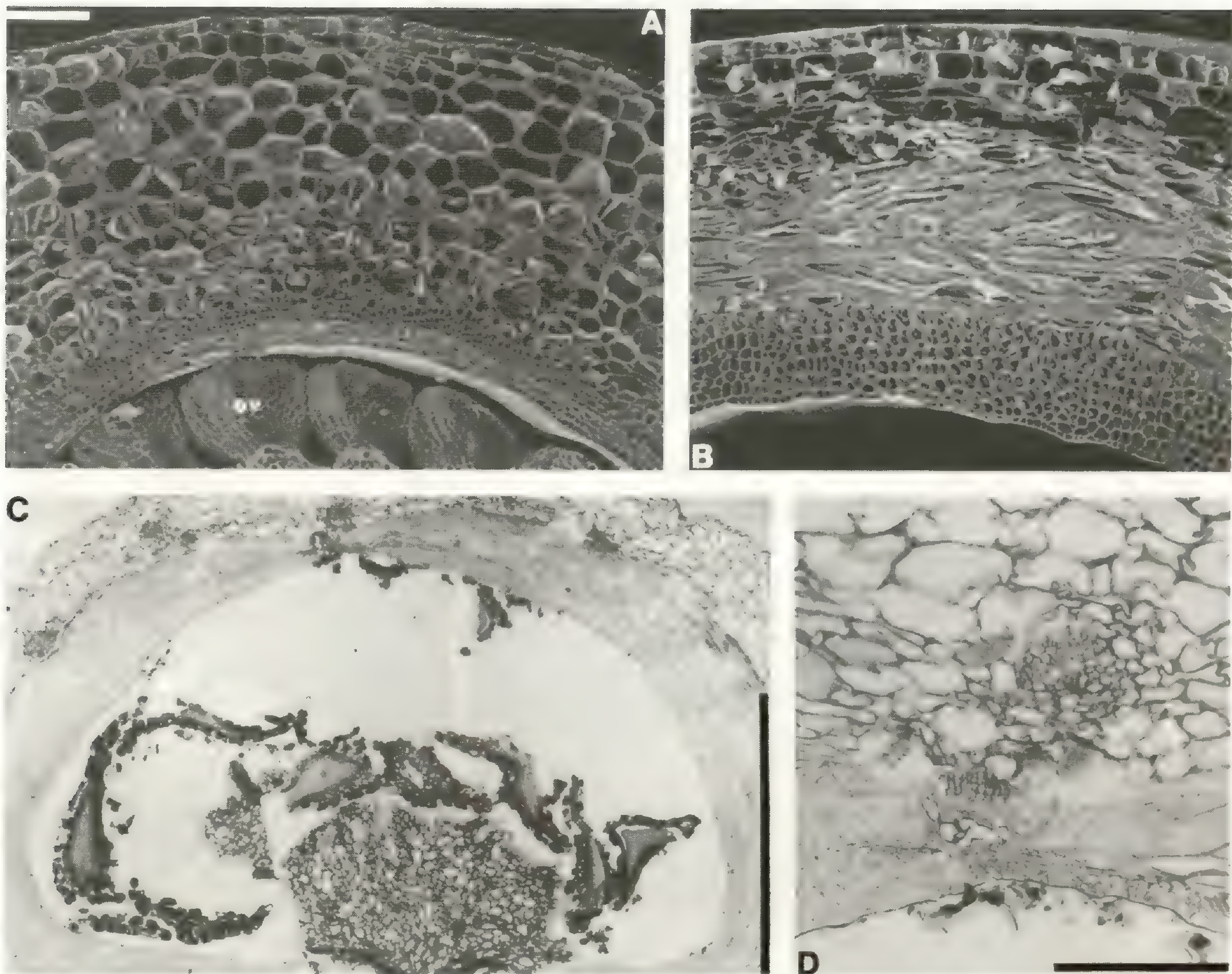


Fig. 8. — Carpel walls of **Danais** species in flower and fruit : **A**, *D. fragrans*, ovary wall at anthesis showing thin endocarp, meso- and exocarp (ov, ovule); **B**, *D. volubilis*, wall of immature fruit showing thick endocarp, partly squashed mesocarp and exocarp; **C-D**, *D. humblotii*, wall of ± mature fruit; **C**, note very thick, sclerenchymatic endocarp and also placenta and winged seeds in the interior of the locule; **D**, detail of C, showing the thin endocarp region on the dorsal side of the carpel where the fruit dehisce. — Scale bars : 1 mm (C); 100 μm (A = B; D). — Further explanations in the text.

and *C*). Eventually, it forms a massive to very massive sclerenchymatic layer which, in fully mature fruits, may occur up to ca. 50 % of the entire carpel wall diameter (e.g. *D. humblotii*, Fig. 8, *C*). Also parts of the septum become sclerenchymatic during fruit maturation (cf., for example, Fig. 9, *C*). The endocarp is not uniformly thickened. In the area, where the wall of the fully mature fruits of *Danais* and *Payera* will split open during dehiscence, i.e., on the dorsal side of each carpel, the endocarp is conspicuously thinner-walled; the cross sections reproduced in Fig. 8, *C-D* and 9, *C* illustrate this very well for both *Danais* and *Payera*.

The differentiation taking place in the septum itself is also of interest : from anthesis onwards, few to only one layers of unthickened, large parenchymatic cells are seen in the upper half to third of the septum which run at a right angle to its long axis (cf. Fig. 6, *E*; 9, *A*). These

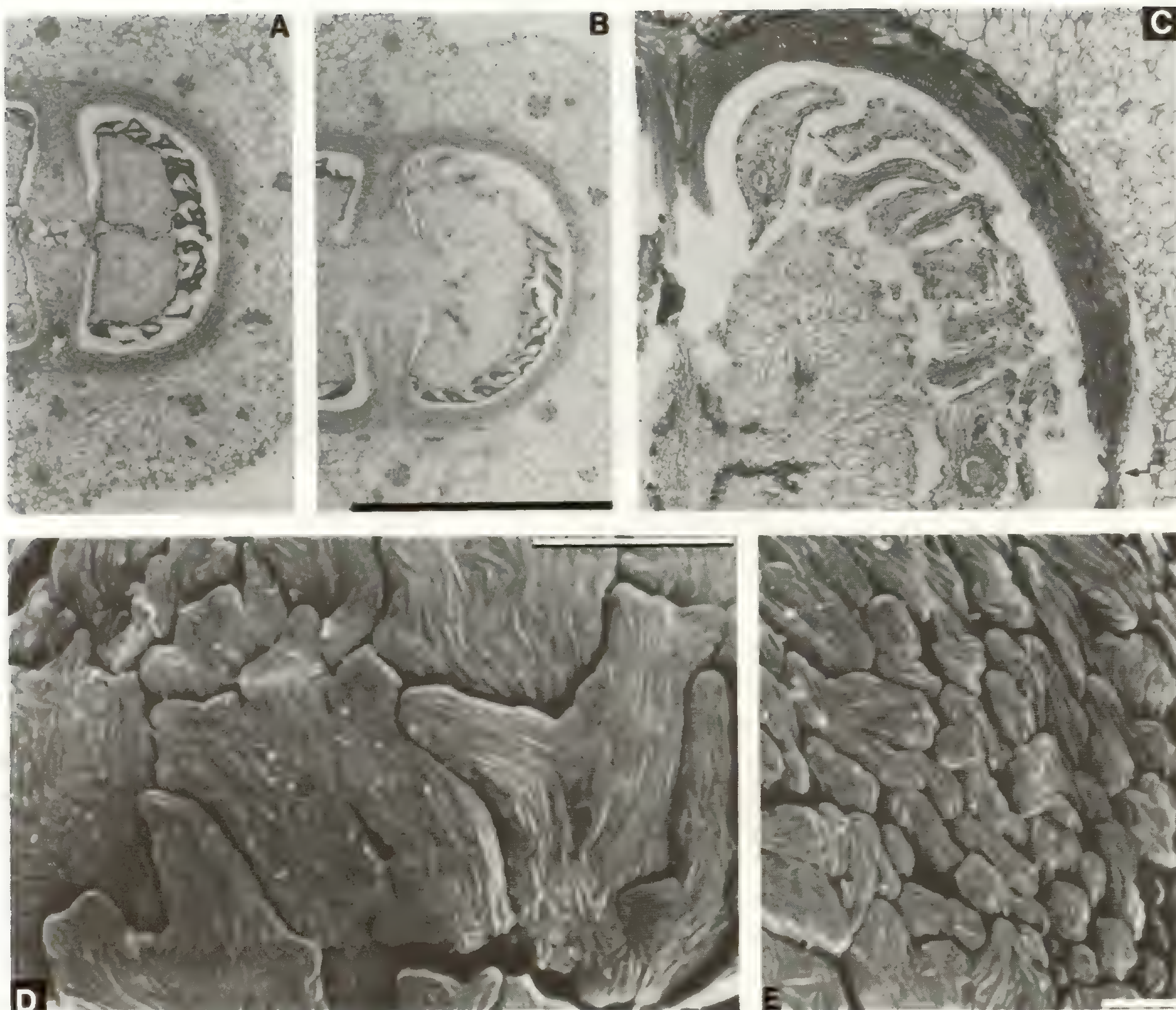


Fig. 9. — Fruit development of **Payera decaryi** : **A-C**, cross sections; **A-B**, of immature fruit, showing septum, locule coated by still thin endocarp, and placenta with developing (and, in part, aborted) seeds; **A**, section from upper third of fruit, note split in the placenta and large, loose cells in the septum (loculicidal dehiscence!); **B**, section approximately mid-fruit, note uniform placenta and septum; **C**, section of almost fully mature fruit, note thick endocarp (arrow : thinner portion, where the fruit will dehisce) and winged seeds; **D**, SEM-graph of developing seeds still attached to the placenta (the latter not visible; removed from a not fully mature fruit), note irregular shapes and asymmetrical wings; **E**, aborted seeds (no wings developed!), from the same preparation as D. — Scale bars : 1 mm (A = B = C); 0.5 mm (D); 100 μm (E). — Further explanations in the text.

cells will remain thin and parenchymatic during maturation and form the region where the septum will break during the (loculicidal) dehiscence of the fruits (see also IV.5. Fruits).

The mature fruits of *Payera* have a conspicuous "beak" (Fig. 10, *I-K*; see also IV.5. Fruits). Its development is intimately linked with the faith of the endocarp during fruit maturation, as the beak is essentially an upward extension of the endocarp (cf. Fig. 10, *K*). Its growth is correlated with the increase in extent of the actual endocarp during fruit maturation. For this reason, immature fruits normally do not yet show a clearly discernible beak (thus

giving the erroneous impression, no beak is developed). It is typically only at a very late stage of development that a beak becomes conspicuous.

Although detailed anatomical investigations of the fruits of *Schismatoclada* (also beaked) are lacking, morphological investigations suggest that there is no fundamental difference.

5. Fruits (Fig. 10)

In all genera dealt with here, the fruits are capsules which are crowned by the persistent calyx. There are, however, differences in the dehiscence and in details of the fruit structure.

Loculicidal dehiscence is characteristic for the capsules of both *Danais* and *Payera*. The carpel walls break open dorsally (i.e., at right angles to the septum) from the top to about the middle or to the lower third of the fruit (Fig. 10, *A, C-D*). At the same time, also the septum splits from the top downwards; normally, at least parts of the placentas, too, ± separate into two halves.

The two genera also show general agreement in the typically globose or ± globose shape of their glabrous or ± hairy capsules. In the relatively large genus *Danais*, there is, however, some variation : *D. vestita*, for example, has rather distinctly invertedly heart-shaped fruits; sometimes there is a trend to fruits which are slightly wider than long; occasionally, fruits are somewhat compressed laterally (i.e., at right angle to the septum; e.g. *D. vestita*), and there may be ± conspicuous constrictions in the area of the septum (e.g. *D. volubilis*, Fig. 10, *B*).

Fruits of *Payera* tend to be small, i.e., often ca. 3-6 mm in diam., those of *Danais* show much variation in size (sometimes even within species). Diameter or greatest lengths of fully mature fruits of *Danais* range from only ca. 2-3.5 mm (e.g. *D. rhamnifolia, D. microcarpa*, or *D. ligustrifolia*) to ca. 8-15 mm (e.g. *D. coronata, D. volubilis*).

Only in a single species of *Danais* (*D. aurantiaca*), postgenital fusions of immediately adjacent fruits were noted regularly. Most commonly observed were groups of three fruits (ultimate inflorescence elements : three-flowered cymes!) which are fused together in their lower third. Normally, also their pedicels, ± woody and flattened in fruiting stage, become part of this fusion (Fig. 10, *D*).

Finally, a marked difference between the two genera with loculicidally dehiscent fruits needs to be pointed out : In *Payera*, the capsules are distinctly "beaked", i.e., they show a marked apical projection inside the persistent calyx lobes (cf. *P. decaryi*, Fig. 10, *I-K*). In contrast, fruits of *Danais* always lack a conspicuous "beak", i.e., the fruit apex is ± rounded (cf. *D. volubilis*, Fig. 10, *A-B*).

Septicidal dehiscence is characteristic for the capsules of *Schismatoclada*. The fruits, moreover, typically are ± strongly elongated (± ellipsoid or ovoidal); they are often ca. 7-15 mm long and 4-7 mm wide and mostly glabrous.

Schismatoclada, like *Payera*, has "beaked" fruits (e.g. *S. psychotrioides*, Fig. 10, *E-H*). In dehisced fruits, the beak itself may — especially if it is relatively long — also split and become bilobed (Fig. 10, *G-H*). This loculicidal split of the beak is a secondary event : during septicidal dehiscence of a fruit, the lateral portions of each carpel wall start bending outward, thus causing the sclerenchymatic, inflexible beak to rupture.

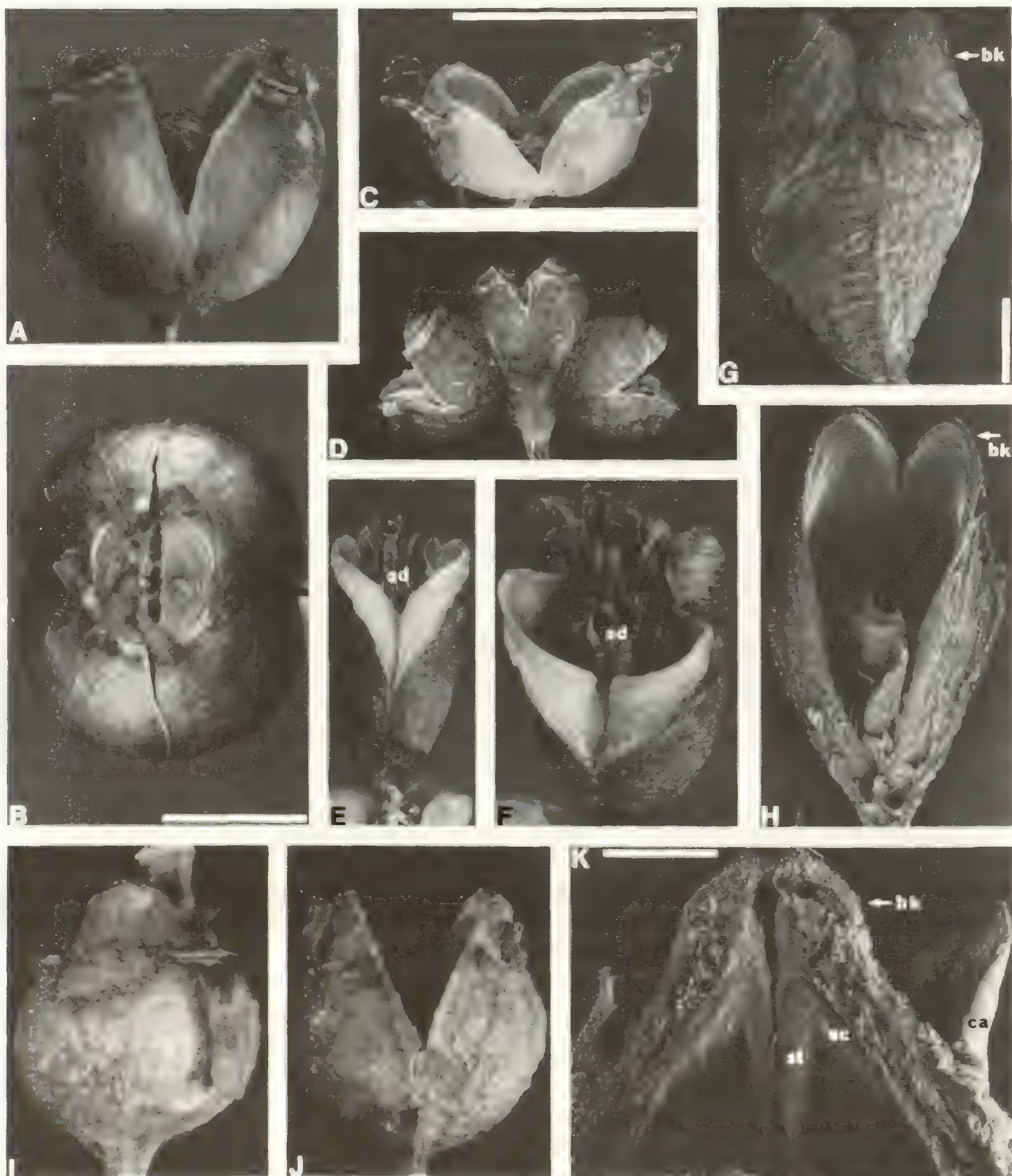


Fig. 10. — Fruits of **A-D**, **Danais**, **E-H**, **Schismatoclada** and **I-K**, **Payera** : **A-B**, *D. volubilis*, side view and from above, note absence of " beak " and loculicidal dehiscence ; **C**, *D. ligustrifolia* ; **D**, *D. aurantiaca*, note that fruits are fused together basally ; **E-H**, *S. psychotrioides*, **E-F**, note septicidal dehiscence and seeds (sd) protruding from the apex, **G**, dorsal view of carpel, **H**, ventral view (septum removed), note that the beak also splits loculicidally ; **I-K**, *P. decaryi*, **I**, side view, **J**, loculicidally dehisced fruit, **K**, view of inner side of dehisced fruit, note septum (st) and endocarp (ec) extending into the beak. — bk, beak ; ca, calyx lobe. — Scale bars : 5 mm (**A** = **B** = **D** = **E** ; **C** = **F** = **I** = **J**) ; 1 mm (**G** = **H** ; **K**).

6. Seeds (Fig. 7, *E, K*; 11-14)

The entire genus complex is characterized by **winged seeds**. There are, however, marked differences in wing structure (size, shape, exotesta cells), so that the genera in question will be dealt with separately.

Danais

The seeds are characterized by having basically ± circular to slightly asymmetrical, elongated-circular wings. The latter are produced around the ± centrally located endosperm- and embryo-bearing part of the seed which, in turn, is compressed-spherical in shape (e.g. *D. rhamnifolia*, Fig. 11, *A*). The hilum is mostly found in a region corresponding ± to the geographic middle of the central endosperm- and embryo-bearing part of the seed (Fig. 7, *K*; *D. coronata* : compare Fig. 11, *E* and *F*); sometimes, however, it is shifted to below the middle (cf., for example, *D. ligustrifolia*, Fig. 11, *C*). The actual wing margins are often quite irregularly shaped and lacerate (e.g. *Danais rhamnifolia, D. ligustrifolia*, Fig. 11, *A-C*). The wings themselves invariably are thin (cf. Fig. 12, *D* and Seed Anatomy, below!).

There are interspecific differences with regard to seed size, seed wings and shape and size of the exotesta cells in the wing region; also a certain amount of intraspecific variation was observed in some species. Exotesta cells in the wing region vary in shape from conspicuously elongated (± narrowly rectangular; most common) to ± square and polygonal (cf. Fig. 11, *D, G*; 12, *C, E*); within one and the same seed wing, cells not uncommonly do show some variation in shape.

Diameter or greatest lengths of well developed (presumably viable) seeds (incl. the wings) range from only ca. 0.6 to 6 mm. *D. rhamnifolia* is an example for a species with small seeds (ca. 0.6-1 mm) with relatively indistinct, small wings, *D. coronata* an example for a species with large seeds (ca. 4-6 mm) with very conspicuous wings (Fig. 11, *E-F*).

Concerning the seeds and their wing size and shape, the following frequently made observation is important : aborted, non-viable seeds (usually easily recognized by the poorly developed, very small central seed area which normally houses the endosperm and embryo) always also develop wings. Such "pseudo-seeds" tend to be smaller than and also differ in wing size and shape from viable seeds. Investigation of "pseudo-seeds" can yield very misleading and distorted information.

Seed anatomy of Danais (Fig. 12, *D, F-G*; 13)

In mature seeds, the winged portion is thin (Fig. 12, *D*). Typically, it is only comprised of the upper and lower exotesta layer. Between them, some crushed remnants of the former massive integument may be discernible (in immature seeds, the cellular structure of these integument layers is normally still intact). The radial walls of the exotesta cells have very prominent secondary thickenings about their middle, which are ± round to heart-shaped in cross section (Fig. 12, *F*; 13). The other walls of the exotesta cells, mostly ± completely collapsed in fully mature seeds, neither have any conspicuous thickenings nor "pits". TEM sections, however, reveal that there are irregularly spaced thickenings in the outer tangential walls (Fig. 13, *B-C*) which, at present, cannot be interpreted; they are not to be seen in the

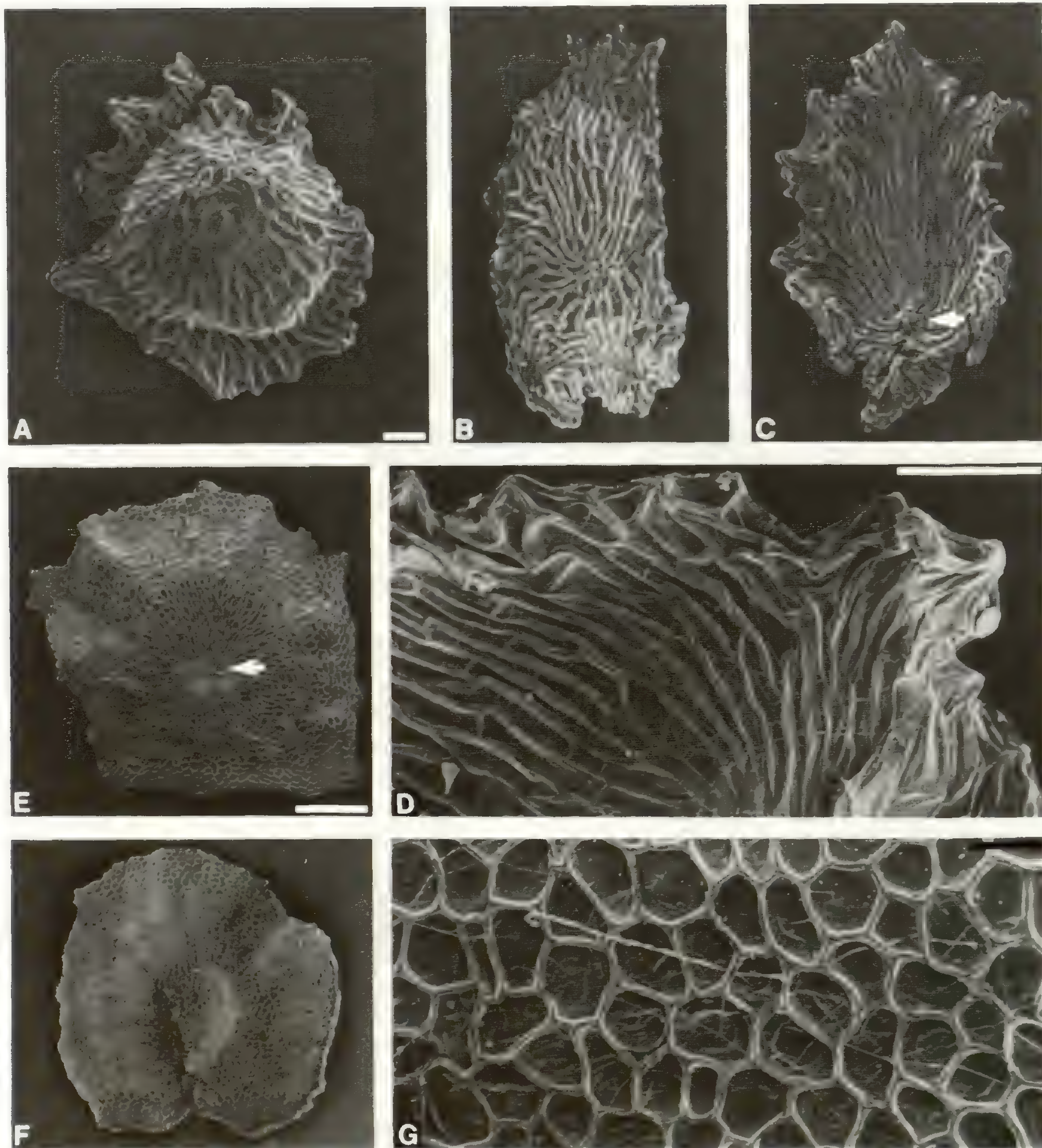


Fig. 11. — Seeds of **Danais** species : **A**, *D. rhamnifolia*, from above; **B-D**, *D. ligustrifolia*; **B**, from above; **C**, from below; **D**, detail of seed wing; **E-G**, *D. coronata*; **E**, from below; **F**, from above; **G**, detail of seed wing. — The arrows (C, E) point to where the seeds have broken off from the placenta. — Scale bars : 1 mm (E = F); 100 μm (A = B = C; D; G).

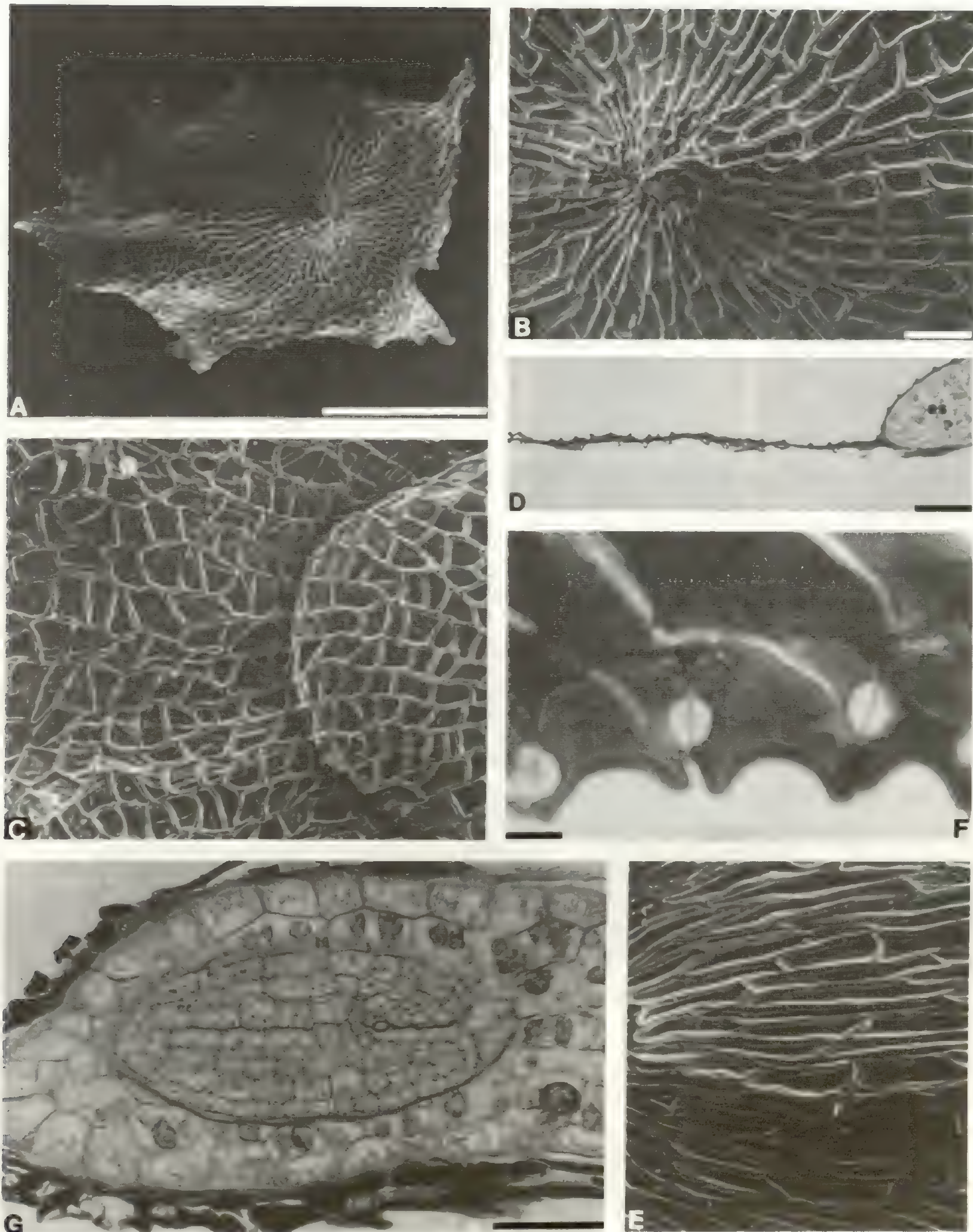


Fig. 12. — Seeds of **Danais** species : **A-D**, *D. fragrans* ; **A**, from below ; **B**, detail of A, showing the point of insertion on the placenta ; **C**, detail of a seed as seen from above ; **D**, cross section of seed, ± corresponding to the portion shown in C ; a segment of the central, endosperm (es) and embryo bearing part is seen on the right, the thin wing on the left. — **E-F**, *D. pubescens* ; **E**, detail of seed wing ; **F**, section of exotesta cells showing secondary thickenings (white) in the radial walls. — **G**, *D. ligustrifolia*, cross section of the central part of a not fully mature seed showing a proembryo in the centre. — Scale bars : 1 mm (A) ; 100 μm (B = C = E ; D) ; 50 μm (G) ; 10 μm (F).

light microscope. Microtome sections reveal that the lumina of the exotesta cells of mature seeds are filled with excretions (most probably tannins), which are stained dark reddish-brown by safranin; the thickenings of the radial walls, in contrast, appear colour-less (cf., for example, Fig. 12, *F*).

The central part of the seed, ± round to elliptic in shape when viewed from above (cf. Fig. 11, *A-B*) and elliptic to ± hemispherical in section (cf. Fig. 12, *G*) contains the endosperm. The latter is comprised of tightly packed cells filled with starch as storage material (oil is absent). The embryo lies ± parallel to the long axis of the winged seed (hemianatropous orientation of the former ovule; cf. Fig. 12, *G*). Its length equals about a third of the length of the endosperm. The radicle points to the region of the former micropyle and is ± straight. The cotyledons are small, i.e., only ca. half as long as the radicle.

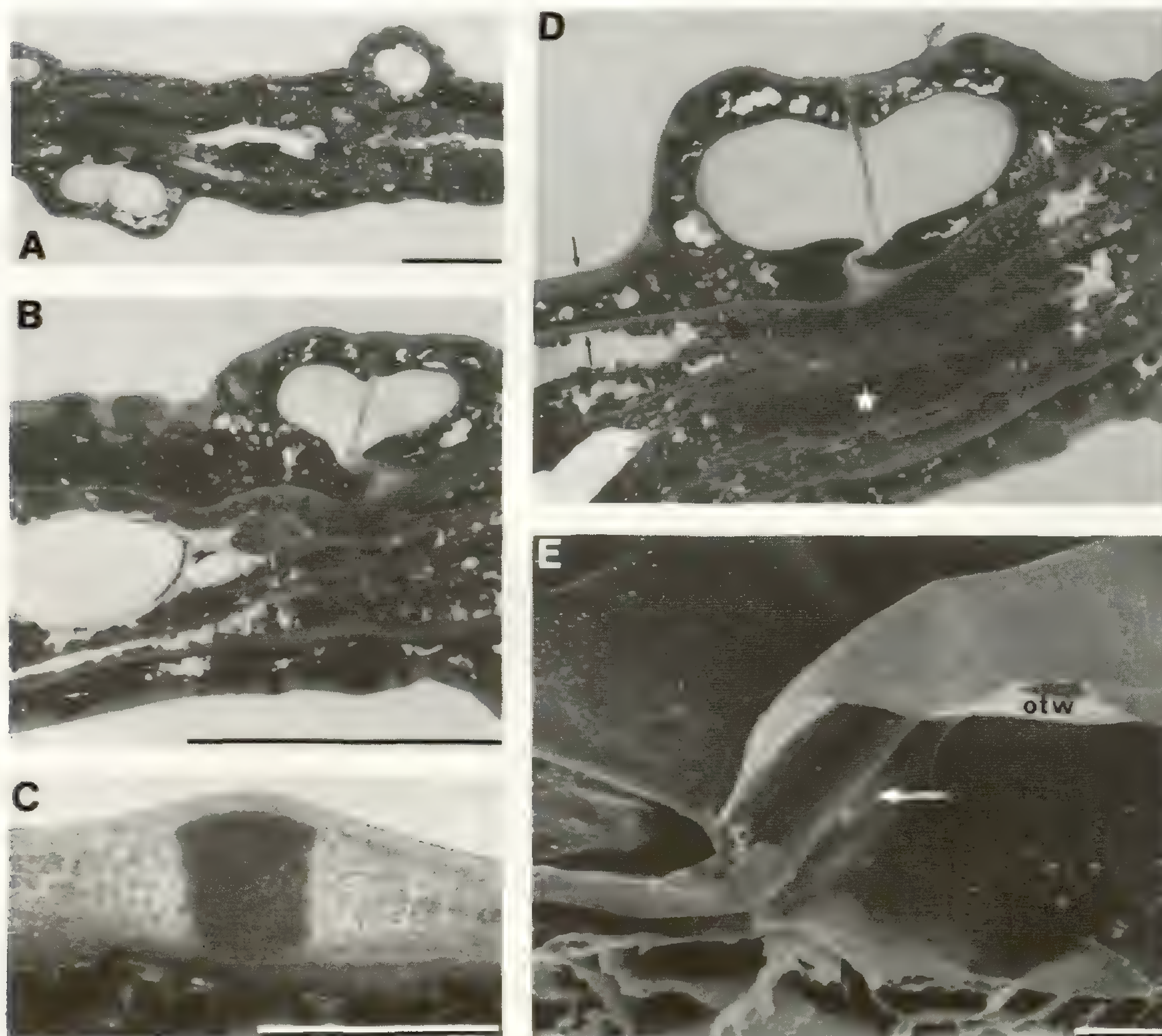


Fig. 13. — Details of the exotesta cells of **Danais** : **A-B**, **D**, portions of the seed wing showing upper and lower exotesta cells and crushed remnants of parenchymatic cells (*) in between (arrows : inner and outer tangential wall of exotesta cell); **B**, **D**, note local, massive secondary thickenings (white) in the radial walls; **C**, detail of outer tangential wall with local thickening; **E**, part of exotesta cell from an immature seed showing outer tangential wall (otw) and still rather thin thickening of the radial wall (arrow); **A-D**, *D. fragrans*, TEM-graphs; **E**, *D. volubilis*, SEM-graph. — Scale bars : 10 μm (A; B = D; E); 1 μm (C).

Schismatoclada (Fig. 14, *A*)

The seeds of *Schismatoclada* (e.g. *S. psychotrioides*, Fig. 14, *A*) are always much elongated (length to width ratio at least 4 : 1). They are distinctly bipolar and often have a ± sagittate appearance. The endosperm- and embryo-bearing part is found immediately above the two relatively small basal tail-like wings. The latter are produced on the micropylar side, to the left

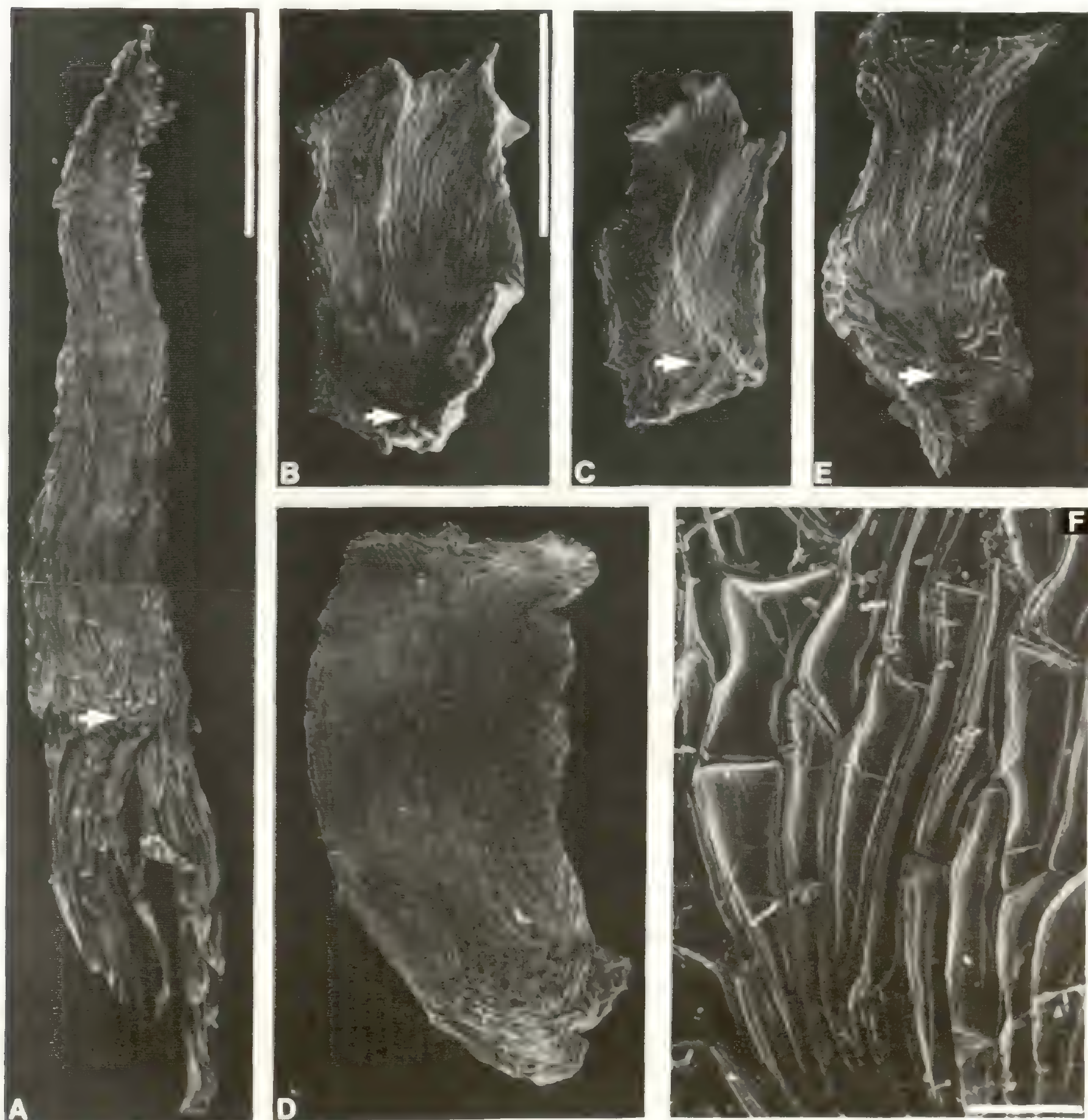


Fig. 14. — Seeds of **Schismatoclada** and **Payera** species : **A**, *S. psychotrioides*, from below; **B-C**, *P. bakeriana*, from below, both from the same collection; **D**, *P. homolleana*, from above; **E-F**, *P. decaryi*; **E**, from below; **F**, detail of seed wing. — The arrows point to where the seeds have broken off from the placenta. — Scale bars : 1 mm (A); 0.5 mm (B = C = D = E); 100 μm (F).

and to the right of the region of the funicle/hilum. Above the endosperm- and embryo-bearing part of the seed, which is often ± oblong to elliptic in surface view, is the single apical wing-like appendage. The size ratio of apical wing, endosperm- and embryo-bearing part and basal wings is frequently 1 : 1 : 1.

Seeds of *Schismatoclada* are often ca. 4-5 mm long and ca. 1 mm wide.

In *Schismatoclada*, the exotesta cells in the region of the wings are always much elongated and ± rectangular. Anatomically, seed wings and exotesta cells do not differ from those of *Danais*.

Payera

The seeds of *Payera* are ± rectangular to ± asymmetrical (Fig. 14, *B-F*). Length to width ratios of the seeds range from ca. 2 : 1 to ca. 3 : 1. As compared to the other two genera, the seeds are small, i.e., only ca. 0.5-2 mm long and 0.3-1 mm wide.

Seeds often do show a certain bipolarity, but this not always very obvious at first sight. Upon closer examination it can be seen that there are — as in *Schismatoclada* — two basal tail-like appendages to the left and to the right of the funicle/hilum which, however, are inconspicuous (cf., for example, Fig. 14, *D*). As opposed to *Schismatoclada*, the apical wing portion is relatively short and wide; it may be rather irregularly shaped and sometimes show a ± indistinct bifurcation in its uppermost part (cf. Fig. 9, *D*; 14, *B, E*). The endosperm- and embryo-bearing part of the seed is ± centrally located. The size ratio of apical wing, endosperm- and embryo-bearing part and basal wings is frequently 1 : 1 : 0.5.

The shape of *Payera* seeds are often rather similar to those of certain *Danais* species (compare, for example, Fig. 14, *B-E* and Fig. 11, *B-C, D. ligustrifolia*).

The exotesta cells in the region of the wings tend to be elongated-rectangular (Fig. 14, *F*) to ± square.

In *Payera*, the seed surface often has a "smoother" appearance than in *Danais* or *Schismatoclada*. The reason for this is that the outer tangential walls of the exotesta cells are frequently not completely collapsed, so that the thickened radial walls are not so prominently projected. The secondary thickenings of the radial exotesta cell walls, however, are the same as those found in *Danais* and *Schismatoclada*. Also the small embryos with their small cotyledons agree with the other two genera.

V. REPRODUCTIVE BIOLOGY

1. Heterostyly

Heterodistyly occurs in all genera dealt with here. Whether it actually does occur in every single species is not known because of some taxa only poor material is available. As in the majority of heterostylous *Rubiaceae*, distyly prevails. The two floral morphs are distinguishable at first glance : in long-styled flowers, style and stigmas are conspicuously exserted and stamens entirely included; in short-styled flowers, the long filaments and the anthers are

exserted whereas style and stigmas are hidden in the corolla tube. In a rubiaceous context, the situation is termed "complete heterostyly" (as opposed to "incomplete heterostyly"; cf. ROBBRECHT, 1988).

In addition to these very obvious differences, there are other noteworthy details in which long- and short-styled morphs differ.

1. *Corolla tube shape dimorphism due to heterodistyly*

This seems to be very pronounced only in *Danais* where, in long-styled morphs (especially of taxa with relatively narrow tubes such as *D. volubilis* or *D. coronata*), the tubes are often conspicuously widened in the region where the anthers are located (cf. Fig. 4, *B-C*). In short-styled morphs of the respective species, tubes are continuously cylindrical and lack a widened upper portion. It, moreover, was observed in most taxa of *Danais* that the indumentum in the region of the throat differs a little to very markedly in long- and short-styled flowers. The most common situation is that, in one and the same species, throats are densely pilose in long-styled flowers but mostly only sparsely hairy in short-styled flowers (e.g. *D. fragrans*; *D. xanthorrhoea* : VERDCOURT, 1976). An identical heterostyly-linked dimorphism in the corolla indumentum was also observed in *Payera* (e.g. *P. coriacea*) and noted for *Schismatoclada thouarsiana* (CAVACO, 1967).

2. *Differences in the stigma lobe micromorphology*

In all three genera investigated, the stigmatic branches of long-styled flowers are spreading to recurved and relatively thick. In short-styled flowers, stigma lobes are in close vicinity to each other, erect and thinnish (cf. Fig. 5, *G*). It appears that number, shape and size of stigmatic papillae also differ between long- and short-styled morphs.

3. *Pollen exine dimorphism due to heterodistyly*

This phenomenon was noted in all three genera investigated and will be dealt with in detail in chapter VI. Pollen.

2. NOTES ON THE POLLINATION ECOLOGY OF **Danais**

Although actual field observations are very fragmentary, a number of interesting details can be reported on species of *Danais* :

Particularly the long-tubed *Danais* species, namely *D. coronata, D. dauphinensis, D. nigra, D. pauciflora* and *D. volubilis* (cf. Fig. 4, *B-C*), appear to be of special interest. They are the only taxa in the genus in which the cylindrical corolla tubes and the in- and outside of the spreading to ± recurved corolla lobes are whitish to olive green (*D. dauphinensis*), dark-purple or -brown, dark brown-olive to almost black (the other four species). These species are likely to be phalenophilous. According to VOGEL (1954), such phalenophilous blossoms are distinguished from hawkmoth flowers (sphingophilous blossoms), inter alia, by their inconspicuous colour, smaller flower sizes (shorter corollas) and narrow tubes, in which nectar is hidden at a depth of ca. 4 to 20 mm. All of these characteristics also apply to the five mentioned *Danais* species. VOGEL (1954), furthermore, noted that phalenophilous blossoms are

to emit a strong, perfume-like scent at night. In *D. volubilis*, the only species of this group observed in the field, no obvious scent was noticed, but the population was visited in the morning (ca. 9 a.m.), i.e., at a time when scent production might have already ceased.

The remaining taxa of *Danais* have flowers in which the upper (morphologically inner) surface of the mostly spreading to ± recurved corolla lobes is yellowish, yellow-orange, orange, orange-red as well as pure red (in contrast, the outside of the lobes and the corolla tubes tend to be more inconspicuously coloured, i.e., greenish-yellow, greenish, etc.). Within taxa with predominantly orange-red flowers there apparently are sometimes also whitish morphs. Moreover, changes in flower colour seem to be quite frequent; corollas that are yellow or yellow-orange at first become markedly darker (orange-red, red) before they drop off. Within this group, there appear to be both melitto- and sphingophilous species. It is presumed that species with rather short and relatively wide corolla tubes (e.g. *D. fragrans*, cf. Fig. 4, *A*) are pollinated by bees, while those with relatively longer, narrower tubes and typical infundibuliform corollas are more likely pollinated by butterflies (e.g. *D. vestita*). A fragrant odour has occasionally been recorded on herbarium sheets for several of the presumably melittophilous species (e.g. *D. fragrans, D. ligustrifolia* and *D. rhamnifolia*); no mention is made of any odours for taxa with presumably sphingophilous species (it should be noted, however, that information on herbarium labels, in general, is scanty). The distinction between the two does not always seem to be very clear-cut. Confirmation by field observations is needed.

Data available on *Schismatoclada* and *Payera* are hardly sufficient for an evaluation. In both, flower colours range from white, yellowish, red to purplish. Corolla tube shapes and sizes largely agree with the range of variation found in *Danais*. It might be speculated that both genera contain at least melitto- and psychophilous, and possibly also sphingophilous taxa (species with corolla tubes to ca. 30 mm long, such as *P. coriacea* and *S. marojejyensis*).

VI. POLLEN (Fig. 15-17; Table 3)

The pollen grains of *Danais* are 3-5-colporate and those of *Schismatoclada* and *Payera* 3-4-colporate. In all three genera, grains are spheroidal to subspheroidal and have relatively long and narrow colpori.

The sizes of the pollen grains range from 10 to 30 μm (Wodehouse preparations — cf. Material and Methods; Table 3); in subspherical grains, P and E values normally only differ by 1 to 3 μm. Both *Danais* and *Payera* exhibit much variation in pollen grain size (10 to 26 μm and 15 to 30 μm, respectively); the values for *Schismatoclada* are ± intermediate (18-22 μm).

Within *Danais*, there seems to be some correlation between pollen grain size and the number of colpori present : taxa with invariably 3- or 3(-4)-colporate grains (e.g. *D. fragrans, D. ligustrifolia, D. rhamnifolia*) tend to have smaller grain sizes (ca. 10 to 18 μm, less often to 20 μm), those species with 4(-5) colpori (e.g. *D. volubilis, D. coronata*) larger grains (20 μm or more); cf. Table 3 and compare Fig. 15, *F* and *H*.

TABLE 3 : Selected palynological characters of **Danais, Schismatoclada** and **Payera**. — Colp. : number of colpori. — Size range of pollen from long- (LS) and short-styled morphs (SS) : minimum and maximum sizes in μm (since the pollen grains are spheroidal to subspheroidal, P/E values are not given separately); measurements of pollen from Wodehouse preparations. — Dimorph. : "yes" means that SEM investigations revealed the presence of heterostyly-linked pollen *exine* dimorphism (see text!); the question mark indicates that no SEM data are available.

Taxon	**Colp.**	**Size range (LS)**	**Size range (SS)**	**Dimorph.**
Danais :				
— species with 3- or 3(-4)-colp. grains				
D. aurantiaca	3(-4)	10-14		?
D. breviflora	3		11-14	?
D. cernua	3(-4)	10-16	12-16	?
D. corymbosa	3(-4)		16-20	?
D. fragrans	3(-4)	11-14	14-18	yes
	3	"small" [1]	"small" [1]	?
D. humblotii	3	12-16	14-16	?
D. ligustrifolia	3(-4)	12-15	13-15	yes
D. microcarpa	3	11-16	15-18	yes
D. pubescens	3	12-16	13-18	?
D. rhamnifolia	3(-4)		12-14	yes
D. tsaratananensis	3(-4)	14-20	16-18	?
D. xanthorrhoea	3(-4)	12-14	12-14	yes
— species with 4(-5)-colp. grains				
D. coronata	4(-5)	20-22	20-22	yes
D. nigra	4(-5)		22-26	?
D. volubilis	4(-5)	22-24	23-26	yes
Danais (total)	**3-5**	**10-24**	**11-26**	
Payera :				
P. bakeriana	3(-4)	18-22		?
P. beondrokensis	4	24-28	28-30	?
P. decaryi	3	15-17		?
P. [Coursiana] homolleana	4	15-18		yes
P. madagascariensis	4	19-21		?
P. mandrarensis	4	20-26		yes
Payera (total)	**3-4**	**15-28**	**28-30**	
Schismatoclada :				
S. citrifolia	3-4 [1]	"small" [1]	"small" [1]	?
S. humbertiana	3	20-22		?
S. marojejyensis	4		18-22	?
S. psychotrioides	4		18-22	yes
S. psychotrioides	"mostly 3" [2]	"small" [2]		
	"mostly 4" [3]		"small" [3]	
Schismatoclada (total)	**3-4**	**20-22**	**18-22**	

1-3. Data from LEWIS (1965); 1 "small" *sensu* ERDTMAN ["1952" = (1971)], i.e. 10-25 μm; not specified whether from long- or short-styled morph; based on measurements of acetolysed pollen. 2-3 refers to long- and short-styled morphs, respectively. — See also text!

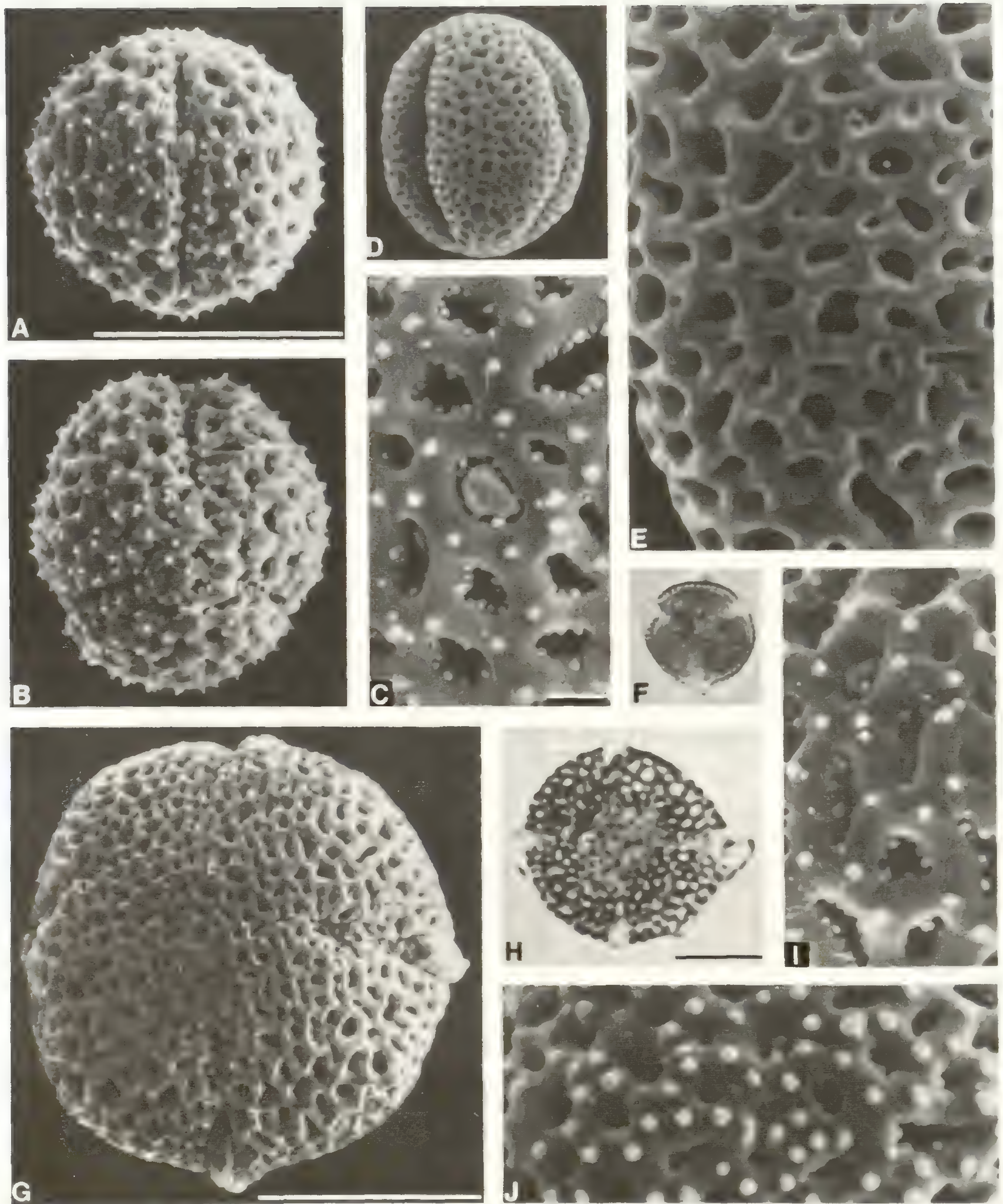


Fig. 15. — Pollen of **Danais** species : **A-F**, *D. fragrans*, **A-C**, short-styled, and **D-F**, long-styled morph; **A**, **D**, equatorial views; **B**, polar view; **C**, detail from polar region; **E**, detail of mesocolpium; **F**, polar view, LM-graph; **G-I**, *D. volubilis*; **G-H**, long-styled morph, polar views, SEM- and LM-graphs; **I**, short-styled morph, detail of mesocolpium; **J**, *D. rhamnifolia*, short-styled morph, detail of mesocolpium. — Scale bars : 10 μm (A = B = D; F = H; G); 1 μm (C = E = I = J).

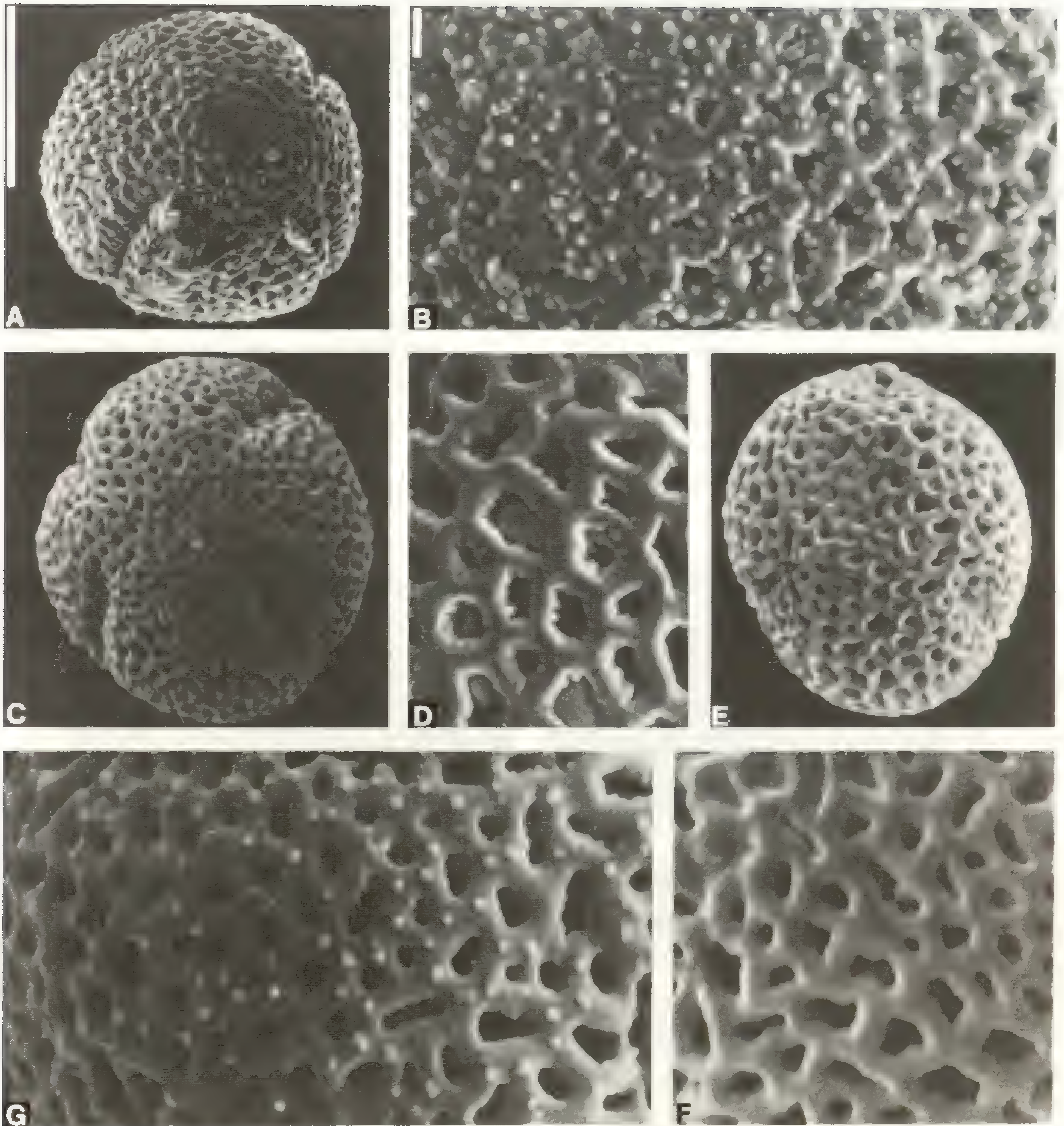


Fig. 16. — Pollen of **A-D**, **Payera coriacea** and **E-G**, **Schismatoclada viburnoides** : **A-B**, short-styled and **C-D**, long-styled morphs ; **A**, **C**, polar views ; **B**, **D**, details of mesocolpium ; **E-F**, long-styled and **G**, short-styled morph : **E**, polar view ; **F-G**, details of mesocolpium. — Scale bars : 10 μm (A = C = E) ; 1 μm (B = D = F = G).

In all three genera, the exine is reticulate. SEM investigations reveal that pollen from short- and long-styled morphs exhibits differences in details of the exine. In pollen from short-styled flowers, the exine is invariably beset with supratectal verrucae, whereas pollen from long-styled flowers always has a smooth exine without supratectal verrucae (Fig. 15-16).

An identical situation was recently also noted for various other *Rubiaceae* (cf., for example, PUFF, 1988 and PUFF & ROBBRECHT, 1989) but, in addition, a dimorphism in the reticulum was reported (reticulum with a rather narrow mesh, i.e., exine finely reticulate, in short-styles, and with a wide mesh, i.e., exine coarsely reticulate, in long-styles). Such a reticulum dimorphism, however, is by no means obvious in any of the three investigated genera. If present at all, differences in the lumina of the exine are minimal. Differing lumen sizes in different parts of the grains, moreover, tend to obscure the situation. LEWIS (1965) had reported for *Schismatoclada psychotrioides* that pollen from short-styled flowers is "... coarsely reticulated", and that of long-styled flowers "... finely reticulated". Such marked differences in the reticulum pattern were not observed by us.

The present investigations indicate that differences in aperture number as recorded by LEWIS (1965 : Table 2) for *Schismatoclada psychotrioides* (pollen mostly 4-aperturate in short-

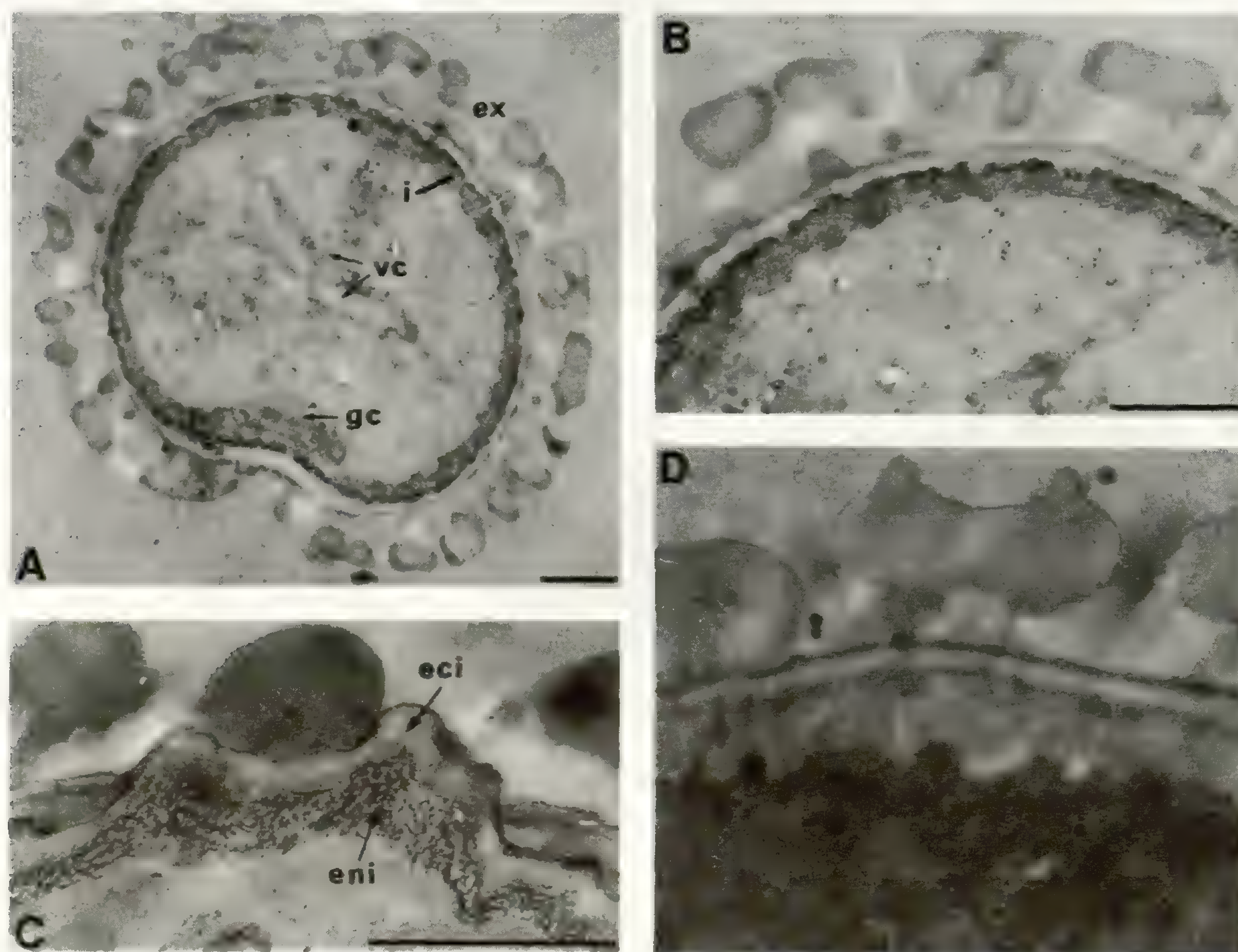


Fig. 17. — TEM-graphs of **Danais** pollen : **A-B**, *D. ligustrifolia*, long-styled morph; **A**, entire grain; **B**, detail of the wall; **C-D**, *D. rhamnifolia*, short-styled morph; **C**, detail of colpus region with ectexine element; **D**, portion of pollen grain wall with supratectal exine elements. — eni, endintine; eci, ectintine; ex, exine; gc, generative cell; i, intine; vc, vegetative cell. — A-C, Thiéry-test; D, contrasted with uranyl acetate and lead citrate. — Scale bars : 1 µm (**A**; **B**; **C** = **D**).

and mostly 3-aperturate in long-styled flowers) may indeed be characteristic for the genus (cf. Table 3). In contrast, species of *Danais* might exhibit a heterostyly-linked dimorphism in pollen grain size. At least in a few taxa, pollen from long-styled flowers tends to be a little smaller than pollen from short-styled morphs (e.g. *D. fragrans* : 11-14 vs. 14-18 μm ; cf. Table 3). A similar difference in pollen grain size was also observed in the only *Payera* species, for which detailed data are available (*P. beondrokensis* : 24-28 vs. 28-30 μm ; cf. Table 3). Additional in-depth work, preferably on pollen material from long- and short-styled morphs of one and the same population, would be required to confirm how stable these differences are.

TEM investigations of the pollen wall structure of *Danais ligustrifolia* and *D. rhamnifolia* (Fig. 17) revealed that a massive, wavy intine is present (ca. 400 nm thick) which curves outward in the region of the colpori, where it bears small ectexine elements. A foot layer, ca. 80 nm thick, follows; above this is the exine (ca. 700 nm thick) with short columellae forming a reticulate tectum. TEM-graphs also very clearly show the supratectal verrucae on the exine of pollen from short-styled flowers (*D. rhamnifolia*; Fig. 17, *D*).

The mature pollen grains of *Danais* are binucleate. The pollen nuclear number in *Schismatoclada* and *Payera* could not be determined as no suitable preserved material was available.

VII. PHYTOCHEMICAL DATA

Relevant data about the genera in question are scarce. Nothing at all is known about *Payera*. Except for a brief note stating that three species of *Schismatoclada* are used as a febrifuge (Boiteau, 1941), no further information is available on that genus.

There are, however, a few noteworthy reports on *Danais* : According to personal observations of one of us (C. P.) and also information given on herbarium labels, some *Danais* species (e.g. *D. cernua, D. fragrans* and *D. humblotii*) are characterized by the occurrence of an unpleasant foetid odour which is emitted when tissue is damaged. It is highly probable that, as in the genus *Paederia* (*Rubiaceae* tribe *Paederieae*), the presence of the iridoid glycoside paederoside is the cause for this (cf. Takeda et al., 1991 for details and further explanations). Unpleasant odour may be one of the reasons for the plants' usage in local folk medicine. It needs to be stressed, however, that foetid odour is not omnipresent in *Danais*. As observed in the field (C. P.), it is definitely absent in, for example, *D. volubilis*. Because of the generally poor documentation on herbarium labels, it is at present unknown how widespread its occurrence in *Danais* is. Foetid odour appears to be universally absent in both *Payera* and *Schismatoclada*; neither personal observations nor data on herbarium labels yielded any indication for their presence.

Moreover, the anthrachinones danain and danaidin are recorded for *Danais* (Boiteau, 1941 ; Hegnauer, 1973, 1990 ; see there for further references). Both are mostly found in the stems (bark) and roots.

In Madagascar, locals use the bark of *Danais* species as a febrifuge, and the roots against herpes.

VIII. CHOROLOGY (Fig. 18)

Except for *Danais*, the genera dealt with here are Malagasy endemics centred in the west Eastern Region ("East Malagasy Region", "Région du vent"; HUMBERT, 1955*b*, 1965; KOECHLIN, 1972; WHITE, 1983).

Danais is more widespread. Its distribution range extends from Madagascar northwestward to the African mainland and eastwards to the Mascarene Islands (Fig. 18). The majority of *Danais* species, however, are Malagasy endemics.

Only one species, *D. xanthorrhoea*, is truly African (endemic to North East Tanzania). It is obviously closely allied to Malagasy taxa, namely to *D. rhamnifolia*. *D. xanthorrhoea* is largely confined to the Usambara and Uluguru Mts., two mountain ranges which are considerably older than the surrounding volcanic high East African mountains (cf. PÓCS, 1982). It thus seems that *Danais* may be yet another example for a genus exhibiting an "old" Madagascar-East Africa connection.

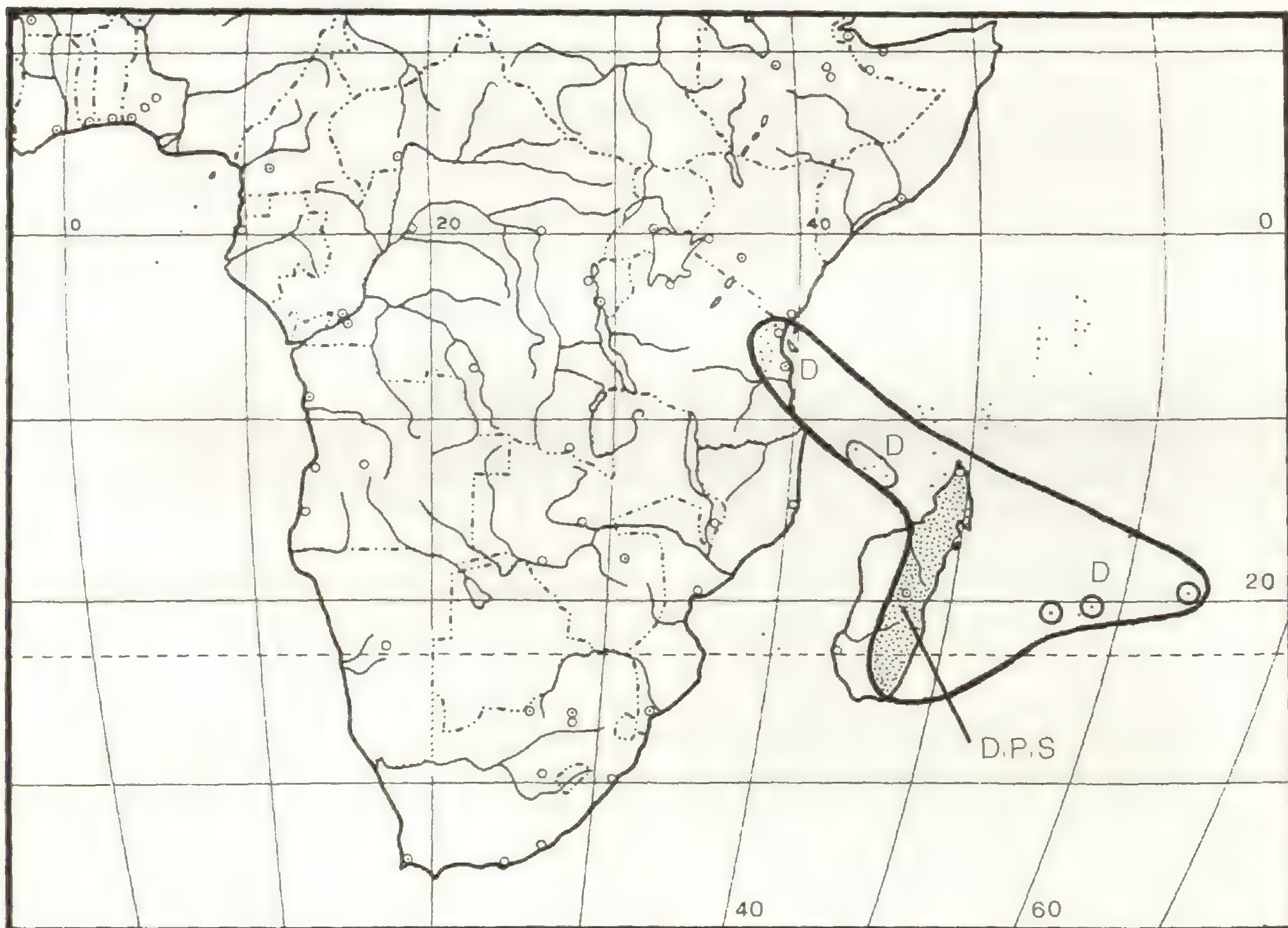


Fig. 18. – Distribution of the **Danais-Payera-Schismatoclada** complex. All three genera (D, P, S) occur in Madagascar, only *Danais* (D) is also found outside.

Another species, *D. humblotii*, extends from Madagascar to the Comoro Islands; the somewhat obscure species *D. comorensis* may be endemic to the Comoro Islands (see Puff & Buchner, in press for comments).

Only three *Danais* species occur on the Mascarene Islands : *D. sulcata* is endemic to Mauritius and *D. corymbosa* to Rodriguez; the latter is likely to be extinct and has not been collected for more than 100 years (Verdcourt, 1983, 1989). *D. fragrans*, the most widely distributed species, occurs in Mauritius, Réunion and Madagascar.

Taxa of *Danais* appear to be primarily rain-forest inhabitants. This is at least true for the majority of Malagasy taxa and the East African *D. xanthorrhoea*.

Like the other genera in question, *Danais* is largely confined to the East Malagasy Region. Within this Region, there is a clear ecological differentiation : *Danais coronata* (syn. *D. littoralis*), for example, is confined to the lowland rain forest region ("forêt orientale" *sensu* Humbert, 1965) and only occurs from the sea coast inland to an altitude of ca. 300 m. Other species, e.g. *D. aurantiaca*, primarily grow in "rain forest of medium elevation" (*sensu* Rauh, 1973). A number of taxa have a distribution range which is largely confined to the Central Plateau, where they are frequently found at the edge of evergreen forest remnants or in gallery forest (e.g. *D. hispida*).

While several Malagasy taxa of *Danais* have relatively wide distribution ranges within the East Region which may stretch from the North to the South Eastern tip of the island (e.g. *D. cernua*), other taxa are characterized by restricted ranges (e.g. *D. nigra* : only in the Northeast).

A few taxa (e.g. *D. verticillata*) are only known from the type collections made towards the end of the last century and only very few or even single collections from more recent times. It is suspected that such obviously rather rare species may meanwhile have become extinct since, in spite of intensive collecting activities in the last years (by, for example, the Missouri Botanic Garden), they have not been found again (see also Puff & Buchner, in press).

Chorological data as detailed as for *Danais* are neither available for *Schismatoclada* nor for *Payera*. It, nevertheless, appears that the same general patterns apply. The only difference seems to be that both in *Payera* and *Schismatoclada* some species (e.g. *Payera coriacea, Schismatoclada marojejyensis*) also extend to — or are confined to — high mountain areas of Madagascar (afromontane vegetation).

IX. DISCUSSION

1. Characters by which **Danais, Schismatoclada** and **Payera** can be distinguished (Table 4)

In Table 4, selected character states of *Danais, Schismatoclada* and *Payera* are listed, including those by which the genera can be distinguished.

An analysis of this table shows that characters often vary within the genera dealt with so that there is a certain overlap which makes a clear-cut distinction on the basis of a single character state impossible. If one, for example, looks at the character "calyx lobes" it transpires that long, narrow calyx lobes, although the typical situation for *Payera*, also do

TABLE 4 : Comparison of selected character states of **Danais, Schismatoclada** and **Payera** (incl. **Coursiana**).

Characters	*Danais*	*Schismatoclada*	*Payera* (incl. *Coursiana*)
Growth form	lianas or *climbing* shrubs	shrubs or small trees, never lianaceous	shrubs or small trees, never lianaceous
Stipules	small, entire (very seldom bifid or plurifimbriate, with laciniate margins, or connate)	often small, entire, ± connate; sometimes plurifimbriate	often (very) large and with laciniate margins or multifimbriate
Inflorescence :			
— position	terminal (plus axillary); axillary (plus occasionally also terminal)	terminal	terminal
— shape	lax to congested	mostly ± lax	often ± congested
— subtended by involucre (enlarged bracts)	never	never	often yes
Flowers :			
— calyx lobes			
— size	small, seldom large	small to ± large	often long, narrow; occasionally small
— indumentum	glabrous or hairy	glabrous	mostly hairy
— corolla			
— aestivation of lobes	valvate-reduplicate	valvate-reduplicate	valvate s. str.
— tube length	ca. 2-20 mm	ca. 5-30 mm	ca. 2-30 mm
— indumentum on outside	mostly absent; rarely hairy (long hairs)	generally absent (rarely outside of corolla lobes with long hairs)	adpressed hairs (" silvery hairy ")
— heterostyly	yes	yes	yes
Fruits :			
— shape	mostly ± globose; never conspicuously elongated	mostly distinctly elongated; seldom globose	± globose; never conspicuously elongated
— size	ca. 2-15 mm in diam.	7-15 mm long	ca. 3-6 mm in diam.
— apex	never conspicuously beaked (Fig. 10, *A-B*)	beaked; beaks sometimes bilobed in dehisced fruits (Fig. 10, *E-H*)	beaked; beaks never distinctly bilobed in dehisced fruits (Fig. 10, *I-K*)
— dehiscence	loculicidal	septicidal	loculicidal
Seeds :			
— wing	± round to ± asymmetrical conspicuous	elongated, ± tripartite, conspicuous (Fig. 14, *A*)	± rectangular to ± asymmetrical, inconspicuous, small (Fig. 14, *B-E*)
— size (incl. wing; diam. or greatest length)	ca. 0.6-6 mm	4-5 mm	0.5-2 mm
Leaf anatomy	multiple epidermis (Fig. 1, *E*) or epi- and hypodermis (Fig. 1, *G*)	" normal " epidermis (Fig. 2, *C*)	" normal " epidermis (Fig. 2, *D*) or epi- and hypodermis (Fig. 2, *E*)

occur in *Danais* but are uncommon in that genus. The presumably convergent developments make it necessary to use a combination of character states to characterize the genera.

The following comprehensive key to the genera demonstrates this :

1. Lianas or *climbing* shrubs; mature fruits never conspicuously beaked, always dehiscing loculicidally, mostly ± globose, ca. 3-12 mm in diam.; inflorescences either essentially terminal or predominantly in the axils of foliage leaves .... *Danais*

1'. Shrubs or small trees, never strictly lianaceous; mature fruits beaked, dehiscing septi- or loculicidally, either elongated and ca. 7-15 mm long or ± globose and ca. 3-6 mm in diam.; inflorescence essentially terminal.

 2. Fruits always dehiscing septicidally, mostly distinctly elongated, never globose, ca. 7-15 × 4-5 mm; beaks sometimes bilobed in dehisced fruits; seeds (including the wing) elongated and ± narrowly ovate or elliptic, ca. 4 times as long as wide; aestivation of corolla lobes valvate-reduplicate .... *Schismatoclada*

 2'. Fruits always dehiscing loculicidally, ± globose, never conspicuously elongated, ca. 3-6 mm in diam., sometimes ± ribbed; beaks never distinctly bilobed in dehisced fruits; seeds (including the wing) often ± rectangular, only ca. 2-3 times as long as wide; aestivation of corolla lobes valvate (s. str.) .... *Payera*

2. Notes on the taxonomic position and relationships of the **Danais-Schismatoclada-Payera** complex

The above detailed description of the character states of *Danais*, *Schismatoclada* and *Payera* leaves no doubt that the three genera form a closely related and apparently ± isolated complex which does not seem to have obvious allies in Madagascar.

The tribal (and subfamilial) affiliation of this genus complex, however, is by no means unambiguous (see also III., Taxonomic History and Table 1) and still poses problems. Andersson & Persson (1991), based on a cladistic analysis, provisionally transferred *Danais*, *Schismatoclada* and *Payera* (as *Coursiana*) to the *Hedyotideae*. According to the senior author (Andersson, pers. comm.), however, the data set for the genera in question had been incomplete and possibly not fully reliable (because the data were primarily taken from the then available literature). It is, therefore, not so certain whether the cladistic analysis had yielded the same results, had the full data set been used that is now available. There are, in fact, arguments that could be brought forward against such a transfer to the *Hedyotideae* (see below).

The principal problem of the *Danais-Schismatoclada-Payera* complex is that its genera are characterized by a set of features which are (a) in part typical for the *Hedyotideae* (subfam. *Rubioideae*), (b) in part typical for alliances placed in the subfam. *Cinchonoideae* and (c) in part found in both subfamilies.

A few selected examples of this state of affairs are :

— Woody lianas (as in *Danais*) also occur in the *Cinchonoideae* (e.g. *Coptosapelta*; *Cinchoneae* s.l., or *Coptosapelteae sensu* Andersson & Persson, 1991); in the *Hedyotideae*,

lianaceous taxa (e.g. *Hedyotis spp.*) are herbaceous (the tribe as such has predominantly herbaceous representatives).

— Raphides (as characteristic for *Danais* and allies) are typical for the *Hedyotideae* (and the subfam. *Rubioideae*), but they also occur in woody alliances of the *Cinchonoideae*, although they are less common.

— Foetid odour (i.e., the presence of the iridoid glycoside paederoside, see VII. Phytochemical Data) is recorded for various groups of the *Rubioideae* (including some genera of the *Hedyotideae*) but apparently absent in the *Cinchonoideae*.

— Both septi- and loculicidal capsules occur in *Hedyotideae* and *Cinchonoideae* (*Cinchoneae* s.l., etc.). Rather thick-walled, woody capsules as in *Danais* and allies are rather more common in the latter.

— Winged seeds (diverse in fine structure, size and shape of the wings) are very characteristic for many members of the *Cinchonoideae*. Their presence in *Danais* and allies has been one of the main arguments for an alliance with that subfamily and the *Cinchoneae* in particular. On the other hand, the opinion had been voiced that in a lianaceous genus like *Danais* winged seeds, advantageous for anemochorous dispersal, are merely an adaptation to its life form and can, therefore, not be interpreted as indicating a relationship to other alliances (Bremekamp's, 1966, argumentation). Exotesta cells of the *Cinchoneae* s.l. are characterized by the presence of reticulate thickenings of the inner tangential walls (Bremekamp, 1966; Verdcourt, 1958), whereas conspicuous thickenings are lacking in the *Hedyotideae*. The kind of exotesta cells observed in *Danais* and allies (thickenings on the radial walls) fit neither group.

As a result of this situation, different authors subjectively suggested either a placement in the *Hedyotideae* (because they considered character state agreements with that tribe or with the *Rubioideae* in general more important), or a position in the *Cinchoneae* s.l. (because they stressed characters which the taxa have in common with the *Cinchonoideae* while, at the same time, discounting as unimportant features that indicate a link to the *Rubioideae*).

The conclusion is reached that in spite of the detailed data obtained in the course of the current study it, at present, is neither possible to clearly and objectively assign the genus complex in question to a tribe of the subfam. *Rubioideae* nor to place it in a tribe of the *Cinchonoideae*. — The logical consequence of this would be to establish a new tribe for this alliance, without assigning it to any of the subfamilies. We refrain from doing so and rather prefer to wait until such a time when more detailed, comparative data become available.

The case of the *Danais-Schismatoclada-Payera* complex appears to indicate that there is a systematic "grey zone" between the two subfamilies and the present study, once again, shows that the delimitation of the two subfamilies does not seem to be entirely clear-cut, a view already expressed by Robbrecht (1988).

Acknowledgements : We would like to thank Mr. J. Guého (Mauritius Sugar Research Institute) and Dr. G. Schatz (Missouri Botanical Garden) for providing preserved material and colour slides, respectively. C. P. wishes to acknowledge support by the Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (Project P8260-BIO).

LITERATURE CITED

ANDERSSON, L. & PERSSON, C., 1991. — Circumscription of the tribe *Cinchoneae* (*Rubiaceae*) — a cladistic approach. *Pl. Syst. Evol.* 178 : 65-94.

BAKER, J. G., 1883. — Contributions to the Flora of Madagascar. Part II. *Monopetalae. J. Linn. Soc. (Bot.)* 20 : 159-236.

BAILLON, H., 1880. — *Histoire des plantes* 7. Hachette, Paris.

BOITEAU, P., 1941. — Introduction à l'étude des plantes fébrifuges de la flore malgache. *Bull. Acad. Malg.* 24 : 1-17.

BREMEKAMP, C. E. B., 1948. — On a species of *Danais* Commers. ex. Vent. occurring on the African continent. *Kew Bull.* 1948 : 188-190.

BREMEKAMP, C. E. B., 1952. — The African species of *Oldenlandia* L. *sensu* Hiern et K. Schumann. *Verh. Koninkl. Ned. Akad. Wetensch.*, Afd. Natuurk., 2. Sect. 18 : 1-297.

BREMEKAMP. C. E. B., 1966. — Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the *Rubiaceae. Acta Bot. Neerl.* 15 : 1-33.

CAVACO, A., 1964. — Contribution à l'étude des Rubiacées de Madagascar. I. Cinchonées. *Adansonia*, sér. 2, 4 : 185-195.

CAVACO, A., 1965. — Contribution à l'étude des Rubiacées de Madagascar : *Danais* nouveaux. *Adansonia*, sér. 2, 6 : 439-442.

CAVACO, A., (« 1965 ») 1966. — Les *Danais* (*Rubiaceae*) de Madagascar et des Comores. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, sér. 2, 37 : 717-723.

CAVACO, A., 1967. — Synonymie et une espèce nouvelle dans le genre *Schismatoclada* (Rubiacées). *Adansonia*, sér. 2, 7 : 363-364.

CAVACO, A., 1968*a*. — Contribution à l'étude des Cinchonées (Rubiacées) de Madagascar. *Adansonia*, sér. 2, 8 : 69-71.

CAVACO, A., 1968*b*. — Note sur quelques Rubiacées de Madagascar et des Comores. *Adansonia*, sér. 2, 8 : 379-387.

DRAKE DEL CASTILLO, M. E., (« 1897 ») 1898*a*. — Histoire naturelle des plantes. Tome IV. — Atlas. IV (1) [45e fasc.]. *In* : GRANDIDIER, A. (ed.), *Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar*. Vol. 36. Imprimerie Nationale, Paris.

DRAKE DEL CASTILLO, M. E., 1898*b*. — Note sur deux genres de Rubiacées des îles de l'Afrique orientale. *Bull. Soc. Bot. France* 45 : 344-356.

DUBARD, M. & DOP, P., 1925. — Etude de quelques types nouveaux ou peu connus de Rubiacées de Madagascar. *J. Bot. (Morot)*, sér. 2, 3 : 1-31.

ENDLICHER, S., 1838. — *Rubiaceae. In* : *Genera Plantarum secundum Ordines naturales disposita* [fasc. 6 & 7, 8] : 520-566. Beck, Vindobona.

ERDTMAN, G., 1971. — *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms.* Corrected reprint of 1952 Edition. New York, Hafner.

HEGNAUER, R., 1973. — *Chemotaxonomie der Pflanzen* 6. Birkhäuser, Basel, Stuttgart.

HEGNAUER, R., 1990. — *Chemotaxonomie der Pflanzen* 9. Birkhäuser, Basel, Boston, Berlin.

HOLMGREN, P. K., HOLMGREN, N. H. & BARNETT, L. C., 1990. — *Index Herbariorum.* Part I : The herbaria of the world. Ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx, New York [Regnum Vegetabile vol. 120].

HOMOLLE, A.-M., 1936. — *Danais* (Rubiacées) nouveaux de Madagascar, avec révision de la synonymie. *Notul. Syst. (Paris)* 5 (4) : 278-288.

HOMOLLE, A.-M., 1939. — Rubiacées nouvelles de Madagascar. *Notul. Syst. (Paris)* 8 (1) : 26-32.

HOMOLLE, A.-M., 1942. — Notes sur quelques plantes rares et mal représentées de la tribu des Cinchonées (Rubiacées). *Bull. Soc. Bot. France* 89 : 53-57.

HOOKER, J. D., 1873. — Ordo LXXXIV. *Rubiaceae. In* : BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. (ED.), *Genera plantarum ad exemplaria imprimis in herbariis kewensibus servata defirmata*, 2 : 7-151. London, Reeve.

HUMBERT, H., 1955*a*. — Une merveille de la nature à Madagascar. Première exploration botanique des massifs du Marojejy et ses satellites. *Mém. Inst. Sci. Mad.*, sér. B (Biol. Vég.), 6 : 1-210.

HUMBERT, H., 1955*b*. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. *In* : Les divisions écologiques du monde. *Colloques Int. CNRS* 59 : 195-204. [also publ. in *Année biol.*, sér. 3, 31 : 439-448].

HUMBERT, H., 1965. — Description des types de végétation. *In* : HUMBERT, H. & COURS DARNE, G. et al. (ed.), Notice explicative « Madagascar » : 49-75. *Trav. Sect. Sci. Techn. Inst. Franç. Pondichéry*, hors sér. 6.

KOECHLIN, J., 1972. — Flora and vegetation of Madagascar. *In* : BATTISTINI, R. & RICHARD-VINDARD, G. (ed.), *Biogeography and ecology in Madagascar* (= *Monogr. Biol.* 21) : 145-190. W. Junk, The Hague.

LEWIS, W. H., 1965. — Cytopalynological study of African *Hedyotideae* (*Rubiaceae*). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 52 : 182-211.

NAPP-ZINN, K., 1973. — Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichte und topographische Anatomie des Angiospermenblattes, 1. *In* : LINSBAUER, K. (ed.), *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Spezieller Teil, ed. 2, 8 (2A, 1). Borntraeger, Berlin, Stuttgart.

PETERSON, R, L., HERSEY, R. E. & BRISSON, J. D., 1978. — Embedding softened herbarium material in Spurr's resin for histological studies. *Stain Technol.* 53 : 1-9.

PÓCS, T., 1982. — *The forest flora and vegetation of the old crystalline mountains of Tanzania and their importance for soil and water conservation.* Seminar/Workshop of Forest Conservation in Tanzania, Tanga ; mimeogr., 5 pp.

PUFF, C., 1988. — Observations on *Carphalea* Juss. (*Rubiaceae-Hedyotideae*), with particular reference to the Madagascan taxa and its taxonomic position. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 58 : 272-323.

PUFF, C. & BUCHNER, R., in press. — Revision of *Danais* Vent. (*Rubiaceae*) in Madagascar and the Comores. *Adansonia.*

PUFF, C. & IGERSHEIM, A., 1991. — The flowers of *Paederia* L. (*Rubiaceae-Paederieae*). *In* : PUFF, C. (ed.), *The genus Paederia L. (Rubiaceae-Paederieae) : a multidisciplinary study. Opera Bot. Belg.* 3 : 55-75.

PUFF, C., IGERSHEIM, A. & ROHRHOFER, U., 1993. — *Pseudomussaenda* and *Schizomussaenda (Rubiaceae)* : close allies of *Mussaenda. Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 62 : 35-68.

PUFF, C. & ROBBRECHT, E., 1989. — A survey of the *Knoxieae* (*Rubiaceae-Antirheoideae*). *Bot. Jahrb. Syst.* 110 : 511-558.

RAUH, W., 1973. — Über die Zonierung und Differenzierung der Vegetation Madagaskars. *Trop. Subtrop. Pflanzenwelt* 1 : 1-146.

ROBBRECHT, E., 1988. — Tropical woody *Rubiaceae. Opera Bot. Belg.* 1 : 1-271.

SCHUMANN, K., 1891. — *Rubiaceae. In* : ENGLER, A. & PRANTL, K. (ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* 4 (4) : 1-156. Engelmann, Leipzig.

SPURR, A. R., 1969. — A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. *J. Ultrastruct. Res.* 26 : 31-43.

TAKEDA, Y., PUFF, C., KONDOH, Y. & YOSHIOKA, Y., 1991. — Analysis of iridoid glycosides of *Paederia* L. species (*Rubiaceae-Paederieae*) by gaschromatography and gaschromatography-mass spectrometry. *In* : PUFF, C. (ed.), *The genus Paederia L. (Rubiaceae-Paederieae) : a multidisciplinary study. Opera Bot. Belg.* 3 : 153-158.

THIÉRY, J.-P., 1967. — Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie* 6 : 987-1018.

VERDCOURT, B., 1958. — Remarks on the classification of the *Rubiaceae*. *Bull. Jard. Bot. Etat Brux.* 28 : 209-281.

VERDCOURT, B., 1976. — *Rubiaceae* (part 1). *In* : POLHILL, R. M. (ed.), *Flora of Tropical East Africa* : 1-414. Agents for Oversea Governments and Admin., London.

VERDCOURT, B., 1983. — Notes on Mascarene *Rubiaceae*. *Kew Bull.* 37 : 521-574.

VERDCOURT, B., 1989. — 108. Rubiacées. *In* : BOSSER, J., CADET, T., GUÉHO, J. & MARAIS, W. (ed.), *Flore des Mascareignes* : 1-135. Sugar Ind. Res. Inst., Mauritius.

VOGEL, S., 1954. — Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung. *Bot. Stud.* 1 : 1-338.

WEBER, M., 1989. — Thiéry-test in combination with an uranyl acetate/lead citrate staining. *Stain Technol.* 64 : 147-149.

WEBERLING, F., 1977. — Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90 : 191-209.

WHITE, F., 1983. — *The vegetation of Africa.* Natural Resources Research 20 : 1-356. UNESCO, Paris.

WILKINSON, H. P., 1979. — The plant surface (mainly leaf). *In* : METCALFE, C. R. & CHALK, L. (ed.), *Anatomy of the Dicotyledons.* Ed. 2. Vol. 1 : Systematic anatomy of the leaf and stem, with a brief history of the subject : 97-165. Clarendon Press, Oxford.

WODEHOUSE, R. P., 1935. — *Pollen grains.* McGraw Hill Book Company, New York, London.

APPENDIX

TAXA OF **PAYERA** AND **SCHISMATOCLADA** ACCEPTED IN THE PRESENT ARTICLE (INCLUDING NECESSARY NEW COMBINATIONS AND TRANSFERS)

PAYERA Baillon

Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 178 (1878); Hist. Pl. 4 : 458 (1880); K. SCHUM. *in* ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. 4, 4 : 31 (1891), *nom. cons.* — Typus generis : *Payera conspicua* Baillon.
— *Coursiana* HOMOLLE [Bull. Soc. Bot. France 89 : 57 (1942); without specification of type or type species] ex CAVACO, Adansonia, sér. 2, 8 : 71 (1968). — Typus generis (*et species sola*) : *Coursiana homolleana* Cavaco [see *Payera homolleana*, below].

Payera conspicua Baillon

Bull. Mens. Soc. Linn. Paris 1 : 179 (1878); DRAKE *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab.* 450 (1898).

TYPE : *Lastelle s.n.*, Madagascar, without locality (holo-, P!).

OTHER COLLECTION SEEN : "Central Madagascar", *Baron 2578* (K).

SPECIES OF **Payera** ORIGINALLY DESCRIBED UNDER **Coursiana, Danais** OR **Schismatoclada** (NEW COMBINATIONS)

Payera bakeriana (Homolle) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Danais bakeriana* HOMOLLE, Notul. Syst. (Paris) 5 : 281 (1936); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 12 (1941).

TYPES : *Baron 2937*, Madagascar, "Central Madagascar" (lecto-, P!, selected here; isolecto-, K!); *Baron 3444* (syn-, BM!, K!, P!).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Baron 4452, 5017* (both K); *Capuron SF 22640* (P); *Fosberg 52346* (MO); *Jacquemin 135-J* (P).

Payera beondrokensis (Humbert) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Schismatoclada beondrokensis* HUMBERT, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 6 : 140 & fig. 13, 5-9 (1955); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 191 (1964).
— *Danais beondrokensis* (HUMBERT) LEROY [noted on herbarium sheet].

TYPE : *Humbert 23487*, Madagascar, Beondroka summit (holo-, P!).

NOTE : apparently very close to the following species but differing in stipule structure and leaf margin indumentum.

Payera coriacea (Humbert) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Schismatoclada coriacea* HUMBERT, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 6 : 139 & fig. 13, 1-4 (1955); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 191 (1964).

TYPE : *Humbert 22762*, Madagascar, Marojejy massif (holo-, P!).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Cours 3485* (P); *Humbert & Cours 23823* (P); *Humbert & Saboureau 31884* (P); MILLER *& Lowry 4151* (K, MO).

Payera decaryi (Homolle) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Danais decaryi* HOMOLLE, Notul. Syst. (Paris) 5 : 282 (1936); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 13 (1941).

TYPES : *Decary 10349*, Madagascar, Fort Dauphin Distr. (lecto-, P!, selected here); *Decary 10382, 10839* (syn-, P!).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Homolle D1* (P); *Puff 800809-1/1* (WU); *Réserves naturelles Mad RN 2633* (P); *Schatz & Nicoll 1236* (K, MO) [also BR, C, DSM, EA, ERE, G, GH, LE, NY, P, PRE, PTBG, S, SRGH, TAN, US, WAG].

Payera homolleana (Cavaco) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Coursiana homolleana* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 8 : 71 (1968).
— *Danais ambatondrazakensis* LEROY [noted on herbarium sheets].

TYPE : *Cours 1156*, Madagascar, Sahalampy (Onibé), Ambatodrazaka Distr. (holo-, P!).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Baron 2616* (P-fragment); *Capuron SF 23720* (P); *Cours 2756* (P), *4657* (P); *Humbert 5773* (P).

NOTE : The collections vary in their indumentum from densely hairy (type) to rather sparsely (*Humbert 5773*).

Payera madagascariensis (Cavaco) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Danais madagascariensis* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 5 : 441 & pl. 1, 1-10 (1965).
— *Danais ampasimenensis* LEROY, *nom. in herb.*

TYPE : *Humbert 20577*, Madagascar, Manampanihy valley, around Ampasimena (holo-, P!).

NOTE : The sheet bears a revision label saying "*Payera madagascariensis* Cavaco. Det. CAVACO, 1967" but gives no indication whatsoever that it is actually the holotype of his own *Danais madagascariensis* Cavaco [CAVACO, by the way, has never published this; in none of his articles he dealt with *Payera*]. LEROY, obviously not realizing that he had in hand the type of *Danais madagascariensis* (in fact, "*Danais*" is not written anywhere on the label or on the sheet), apparently intended to transfer "*Payera madagascariensis* Cavaco" back to *Danais* and meant (on a revision label dated 22-3-1975) "*Danais ampasimenensis*" to be a *nom. nov.* because he was aware that the name *Danais madagascariensis* already existed.

Only known from the type.

Payera mandrarensis (Homolle ex Cavaco) Buchner & Puff, *comb. nov.*

— *Danais mandrarensis* HOMOLLE ex CAVACO, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, sér. 2, 37 : 718 (1966).

TYPE : *Humbert 14039*, Madagascar, mts. between Andohahela and Elakelaka, betw. Imonty and Tsiotsilo hill, Mananara basin, tributary of Mandrare R. (holo-, P!).

Only known from the type.

IMPORTANT NOTE : The above list of new combinations its possibly incomplete. We suspect that a few species which at present are still included in *Schismatoclada* might need to be transferred to *Payera*. — See below ("Additional taxa described under *Schismatoclada*") for details.

New species of **Payera**

Payera glabrifolia Leroy ex Buchner & Puff, *sp. nov.* — Fig. 4, *E.*

— *P. glabrifolia* Leroy, *nom. nud. in herb.*

P. homolleana *affinis sed foliis glabris differt.*

Type : *Cours 4930*, Madagascar, "Itinéraire de Didy à Brickaville", without date (holo-, P!).

Presumably a shrub, length of the terete stems unknown; young parts with adpressed greyish hairs. Leaves decussate; leaf-blades ± membranous, lanceolate, gradually narrowed to the apex and to the base, 130-150 × 15-30 mm, glabrous above and below; petioles to ca. 10 mm long, glabrous; stipules foliaceous, lanceolate, 15-24 × 3-5 mm, margins laciniate, pubescent (especially on the margins). Inflorescences terminal, many-flowered, capituliform, comprised of much congested cymes, ca. 30 mm in diam.; subtended by leaf-like bracts. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes (linear-)lanceolate, ca. 7-8 mm long, erect, pubescent. Corolla colour unknown; tube ca. 2-3 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.6-0.7 mm wide at the base and ca. 1.2-1.4 mm wide above in short-styled flowers, densely covered with adpressed greyish hairs on the outside; lobes oblong, ca. 5,5 × 0.8 mm, hairy outside. Stamens exserted for ca. 4-5 mm; anthers ca. 2 mm long; filiform style plus stigmas shorter than the corolla tube (short-styled flowers; long-styled flowers not seen). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, pubescent. Mature fruits and seeds unknown.

Only known from the type.

Payera marojejyensis Buchner & Puff, *sp. nov.*

— *Danais marojejyensis* Leroy, *nom. nud. in herb.*

P. coriacea *affinis sed foliis pubescentibus differt.*

Type : *Humbert & Cours 23822*, Madagascar, Marojejy massif, à l'ouest de la haute Manantenina, affluent de la Lokoho, 26 Mars-2 Avril 1949 (holo-, P!).

Shrublet, much-branched, ca. 0.5 m tall; young part densely covered with rusty- to golden-brown hairs. Leaves decussate, usually clustered at the apex of branchlets; leaf-blades coriaceous, ovate or ovate-elliptic, 20-45 × 12-25 mm, acute to ± rounded at the apex, rounded to ± cuneate at the base, with rusty- to golden-brown hairs above and below, but hairs denser and longer below, venation conspicuous above and below (veins raised below, but sunk above); blades discolorous (dark brown above, rusty- to golden-brown below); petioles to ca. 3-5 mm long, pubescent; stipules ± rounded, 4-6 × 4-8 mm, margins laciniate, with

several to ± many appendages ca. 1-2 mm long, pubescent. Inflorescences terminal, several — to ± many — flowered, comprised of quite condensed cymes, ca. 10-20 mm in diam.; inflorescence axes pubescent, pedicels somewhat elongated (to ca. 3 mm) and becoming glabrescent in fruit. Open flowers unknown. Calyx lobes of buds linear-lanceolate, 4-6 mm long, erect, pubescent; lobes spreading and ± equally long after anthesis, mostly broken off and no longer present in fully mature fruits. Ovary (of buds and after anthesis) subglobose, ca. 1 mm in diam., pubescent. Fruits capsular, loculicidal, with a distinct beak, subglobose, ca. 5.5 mm in diam.; glabrous when fully mature. Seeds dark-brown, 1.6-2 mm in diam., with an irregularly lacerate, somewhat elongated, ± tripartite wing.

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Cours 3492, Humbert 22705* (both P).

NOTE : Although clearly related to *P. coriacea* and its close ally *P. beondrokensis*, the new species is very easily recognized by its pubescent leaves with their prominent venation pattern. It seems very odd that HUMBERT (1955*a*), when dealing with the *Rubiaceae* collected in the Marojejy massif during his 7th expedition to Madagascar (1948-49), did nowhere cite the three known collections of *P. marojejyensis* (all of which are from the ± same locality).

SCHISMATOCLADA Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 159 (1883); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 14 (1941). — TYPUS GENERIS : *Schismatoclada psychotrioides* Baker.

SPECIES WHOSE IDENTITY HAS BEEN CONFIRMED

Schismatoclada citrifolia (Lamarck ex Poir.) Homolle

Notul. Syst. (Paris) 8 : 28 (1939); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 188 & fig. 2, 1-2 (1964) & Adansonia, sér. 2, 7 : 363 (1967).
— *Mussaenda citrifolia* LAMARCK ex POIR., Encycl. Méth. 4 : 393 (1797).
— *Schismatoclada rupestris* HOMOLLE, Notul. Syst. (Paris) 8 : 31 (1939); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 189 & fig. 2, 8-9 (1964). Type : *Humbert 12218*, Madagascar, Ivakoany massif (lecto-, P!; CAVACO, 1964).

TYPE : *Herb. Lamarck nr. 60*, Madagascar (holo-, P).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Decary 10444* (K) [also P].

Schismatoclada concinna Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 21 : 407 (1885); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 16 (1941); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 186 (1964).

TYPE : *Baron s.n.*, Madagascar, without locality (holo-, K!; iso-, BM!, P).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Baron 376, 4460* (both P); *Humbert 24651* (P).

Schismatoclada marojejyensis Humbert

Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 6 : 142 & fig. 13, 10-14 (1955); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 191 (1964).

TYPE : *Humbert 23697*, Madagascar, Marojejy massif (holo-, P).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Miller & Lowry 4140* (K) [also MO].

Schismatoclada psychotrioides Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 160 & pl. 24A, 1-7 (1883); HOMOLLE, Notul. Syst. (Paris) 5 : 32 (1939); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 15 (1941); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 186 (1964).
— *Schismatoclada tricholarynx* BAKER, J. Linn. Soc. (Bot.) 22 : 480 (1887); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 15 (1941). Type : *Baron 3632*, Madagascar, without locality (holo-, K!).

TYPES : *Baron 1320*, Madagascar, "forests of the province of Imerina" [fruits] (syn-, K!), *1769* [flowers] (lecto-, K!; isolecto-, P; CAVACO, 1964).

OTHER COLLECTIONS SEEN (selection) : *Gentry 11856* (K, MO), HILDEBRANDT 3898 (BM, M, W, WU), *Schatz et al. 1376* (BR, MO).

Schismatoclada purpurea Homolle

Notul. Syst. (Paris) 8 : 31 (1939); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 189 & fig. 1, 2-3 (1964).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 15355*, Madagascar, massif du Tsaratanana (holo-, P!).

Schismatoclada thouarsiana (Baillon) Homolle

Notul. Syst. (Paris) 8 : 32 (1939); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 191 (1964) & Adansonia, sér. 2, 7 : 364 (1967).
— *Mussaenda thouarsiana* BAILLON, Adansonia 12 : 295 (1879).

TYPE : *du Petit-Thouars s.n.*, Madagascar, without locality (holo-, P).

OTHER COLLECTIONS SEEN : *Schatz et al. 1923* (K) [also MO].

Schismatoclada viburnoides Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 21 : 407 (1885); DRAKE *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : tab. 455 (1898); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 16 (1941); HUMBERT, Mém. Inst. Sci. Madag., sér. B, 6 : 143 (1955); CAVACO, Adansonia, sér. 2, 4 : 186 (1964).

TYPE : *Baron 3220*, Madagascar, without locality (holo-, K!; iso-, P).

OTHERS COLLECTIONS SEEN : *Miller & Lowry 4121* (K) [also MO].

ADDITIONAL TAXA DESCRIBED UNDER **Schismatoclada**

We have not seen the type specimens of the taxa listed below. It is not entirely certain from the descriptions and/or illustrations whether all species are really correctly placed in *Schismatoclada*.

As references to original publications, types, synonyms, etc., on these taxa are given in CAVACO (1964, 1967, 1968*a*), this information is not repeated here.

Schismatoclada aurantiaca Homolle (1939). — *S. mandrarensis* HOMOLLE (1939) [CAVACO, 1964].
Schismatoclada aurea Homolle (1939)
Schismatoclada bracteata Homolle ex Cavaco (1964)
Schismatoclada coursiana Cavaco (1968)
Schismatoclada farahimpensis Homolle (1939)
Schismatoclada homolleae ["*homollei*"] Boiteau (1942)
Schismatoclada humbertiana Homolle (1939)
Schismatoclada longistipula Cavaco (1964)
Schismatoclada lutea Homolle (1939)
Schismatoclada pubescens Homolle (1939)
Schismatoclada rubra Homolle (1939)
var. **brevicalyx** (Humbert) Cavaco (1967). — *S. rupestris* HOMOLLE var. *brevicalyx* HUMBERT (1955)
Schismatoclada villiflora Homolle ex Cavaco (1964)

DANAIS

See PUFF & BUCHNER (in press) for taxa currently recognized in *Danais*.

Species originally described under *Danais* that are to be excluded from the genus : see the list of *Payera* species (above) and the following section.

SPECIES TO BE EXCLUDED FROM THE **DANAIS-SCHISMATOCLADA-PAYERA** COMPLEX

The following two species are excluded from the *Danais-Schismatoclada-Payera* complex primarily because they have unwinged seeds :

Danais aptera Homolle

Notul. Syst. (Paris) 5 : 279 (1936); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 6 (1941).

TYPE : *Chapelier s.n.*, Madagascar, "E Coast", without locality (holo-, P!; iso-, P!).

The species is a liana with solitary or, less commonly, fascicled long-pedicellate axillary fruits (no flowers are present in material studied). The fruits, sometimes also on older stem parts (CAVACO, 1966 : "inflorescences cauliflores"), do remind of *Danais* in both their round shape and in their loculicidal dehiscence, but the small ± cylindrical seeds show no sign at all of a wing. The seeds are attached to the placenta by their short axis.

Danais ? baccata Homolle

Notul. Syst. (Paris) 5 : 280 (1936); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 14 (1941).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 12663*, Madagascar, [E; alluvions des bords de l'] Itomampy R. (holo-, P!).

The species is shrubby and has both terminal and axillary inflorescences which are often 3-flowered (sometimes to 5-flowered, occasionally only uniflorous). The fruits, which appear to be ± fleshy at first, dehisce loculicidally at maturity. Dehisced fruits reveal the presence of a thick, sclerenchymatic endocarp. As in the previous species, the fruits — although showing a basic similarity to *Danais* — release small, ± cylindrical to ± ellipsoidal wingless seeds.

Little can at present be said about the generic alliances of the two species except that, on account of their similar seeds, they might belong to one and the same genus. Whether this would be a new or an existing genus must remain unanswered because, firstly, our state of knowledge of Malagasy *Rubiaceae* in general is rather poor and because, secondly, the available material of the two species (only the collections cited above have been seen) is hardly sufficient for a thorough analysis of their character states and any conclusions to be drawn.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, n[os] 1-4 : 75-84.

Espèces nouvelles du genre *Ipomoea* (*Convolvulaceae*) à Madagascar

T. Deroin

Résumé : Trois *Ipomoea* nouveaux des régions occidentale et centrale de Madagascar sont décrits : *Ipomoea herpeana, I. perrieri* et *I. pseudomarginata*. Leurs affinités est-africaines sont mises en évidence. L'espèce *I. perrieri*, connue par une seule récolte — heureusement complète — dans la haute vallée de la Mania, présente un syndrome de caractères communs avec le genre *Stictocardia*.

Summary : Three new *Ipomoea* are described from the western and central regions of Madagascar : *I. herpeana, I. perrieri* and *I. pseudomarginata*. Their East-african affinities are emphasized. The species *I. perrieri*, defined on a single — fortunately complete — sample from the high valley of Mania shows a syndrome of common characters with the genus *Stictocardia*.

Thierry Deroin, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

La révision des échantillons de *Ipomoea*, dans le cadre de la Flore de Madagascar et des Comores, a fait apparaître de nouvelles espèces dont les descriptions suivent.

Ipomoea herpeana Deroin, *sp. nov.* — Fig. 1 et 5.

Herba repens, radice non tuberosa, primo caule lignoso, ramulis gracilibus patente pilosis in juvene aetate et infra nodos. Folia cum longo petiolo (10-65 mm), limbo ovato vel fere triangulare, 25-45 × 13-29 mm, supra adpresse piloso, infra tantum ad nervos, marginibus irregulariter dentatis, nervis lateralibus 4-5 utrinque.

Inflorescentiae axillares, 1-florae, pedunculis nullis, bracteis 2 filiformis 1-3 mm longis, pedicellis gracilibus sparse pilosis 10-20 mm longis. Sepala inaequalia, obtuse mucronata, limbo cum secretoribus cellulis ad lineas disponentibus. Sepala exteriora ovata 6-7 × 2-3 mm, margine ciliata, externe paulo tuberculata ad carinam. Sepala interiora lanceolata ca. 4 × 1 mm, margine scariosa, externe conspicue tuberculata ad carinam. Corolla infundibuliformis 14-20 mm longa, ca. 10 mm in diam., limbo malvaceo vel albo-roseo obscure lobato. Stamina aequalia, filamenta ca. 5 mm longa, ca. 2 mm supra basin tubi inserta, basi glabra, antherae sagittatae ca. 1 mm longae. Pollinis grana echinata periporata ca. 110 µm in diam., cum spinis inaequalibus aliquando coalescentibus. Ovarium glabrum globulosum ca. 2 mm altum, 4-ovulatum, fere 1-locellatum, sed divisum ad apicem per imperfectum membranaceum septum, stylo 5 mm longo, cum inflata articulatione in medio, stigmate ellipsoideo ca. 0,5 mm lato. Discus ca. 0,5 mm altus.

Capsula sphaerica apiculata ca. 5 mm alta, cincta accretis sepalis 5-7 mm longis, exterioribus tuberculatis. Pericarpium in 4 valvas dehiscens, septum membranaceum anguste falciformis ad verticem cum parvo perpendiculare apicale septo. Semina 4, obovales, ca. 3,5 mm longa × 2 mm lata, multiplice pubescentia praedita, i.e. pilis russis adpresse ad latusculos, hirsute ad raphen, tomentose ad anteriorem partem, longisque sericeis argenteis pilis ad angulos.

TYPE : *Humbert & Capuron 29185*, basse vallée de la Mananara, affl. du Mandrare, bush xérophile sur terrains cristallins, alt. 50-100 m, fl., j. fr., 1-2 mars 1955 (holo-, P!; iso-, K!, MO!, P!).

Herbe rampante peu volubile, à racine non tubérisée. Tige principale lignifiée, plutôt courte. Rameaux grêles pubescents (poils dressés) à l'état jeune et sous les nœuds. Feuilles longuement (10-65 mm) pétiolées. Limbe ovale ou presque triangulaire, de 25-45 × 13-29 mm, à pubescence apprimée sur toute la face supérieure et sur les nervures à la face inférieure. Marges foliaires irrégulièrement dentées. Nervures latérales 4-5 paires.

Inflorescences uniflores axillaires, sessiles. Bractées 2, filiformes, longues de 1-3 mm. Pédicelles floraux grêles, éparsement pubescents, longs de 10-20 mm. Sépales inégaux, obtusément mucronés, dont le limbe contient des cellules sécrétrices disposées en files. Sépales externes ovales, de 6-7 × 2-3 mm, à marge ciliée et à carène légèrement tuberculée à l'extérieur. Sépales internes lancéolés, d'env. 4 × 1 mm, à marge scarieuse, à carène fortement tuberculée. Corolle en entonnoir longue de 14-20 mm, d'env. 10 mm de diam., à limbe mauve ou blanc-rosé obscurément lobé. Etamines égales, à filets longs d'env. 5 mm, insérés à env. 2 mm du fond du tube, à bases glabres. Anthères sagittées d'env. 1 mm de longueur. Grains de pollen échinulés périporés, d'env. 110 μm de diam., présentant des épines inégales, parfois coalescentes en bouquet. Ovaire globuleux glabre, haut d'env. 2 mm, 4-ovulé et presque uniloculaire, mais divisé au sommet par une cloison membraneuse très incomplète. Style long de 5 mm, présentant une articulation dilatée en son milieu, stigmate ellipsoïde large de 0,5 mm. Disque haut d'env. 0,5 mm.

Fruit : capsule sphérique apiculée haute d'env. 5 mm, entourée des sépales accrescents longs de 5-7 mm, les externes toujours très tuberculés. Péricarpe déhiscent en 4 valves. Cloison membraneuse incomplète, étroitement falciforme au sommet, où elle rencontre un petit septum apical perpendiculaire. Graines 4, obovales, d'env. 3,5 × 2 mm, couvertes d'une pubescence complexe : poils roux apprimés sur les facettes, hirsutes sur le raphé, tomenteux sur la partie antérieure. Les angles présentent de longs poils soyeux argentés.

Cette espèce est dédiée à notre Collègue et Amie Christiane GRAZIANI-HERPE, Maître de Dessin des Plantes au Muséum de Paris.

I. herpeana apparaît largement réparti dans les régions occidentales de la Grande Ile (Fig. 5). Cette espèce est affine de *I. verrucisepala* Verdc. (1967), endémique dans le sud du Zimbabwé, dont le fruit également apiculé n'est connu que d'une récolte (GONÇALVES, 1987). Elle en diffère surtout par les entrenœuds beaucoup plus courts, les inflorescences sessiles, les sépales externes nettement plus grands que les internes, les étamines moitié moins grandes, et l'ovaire non conique. Les corolles sont par ailleurs souvent mauves et non blanches.

AUTRE MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Bosser 19372*, forêt de Zombitsy, Sakaraha, fl., mars 1964; *Decary 1644*, Maromandia, fl., 5 avr. 1923; *18975 B, 18987*, Soalala, fl., fr., 18 avr. 1943; *Humbert & Capuron 29499*, plateau Mahafaly, à l'ouest de Betioky, 100-300 m, fl., fr., 17-20 mars 1955; *Peltier 4844*, km 60 de la R. N. 27, fl., fr., 23 fév. 1964; *5276*, Amborovy, b. fl., fr., 18 juin 1965; *Perrier de la Bâthie 1261*, bois d'Ankaladina sur la Betsiboka (Boïna), fl., mars 1901; *14682*, près de Majunga, fl., fr., avr. 1922 — tous P!.

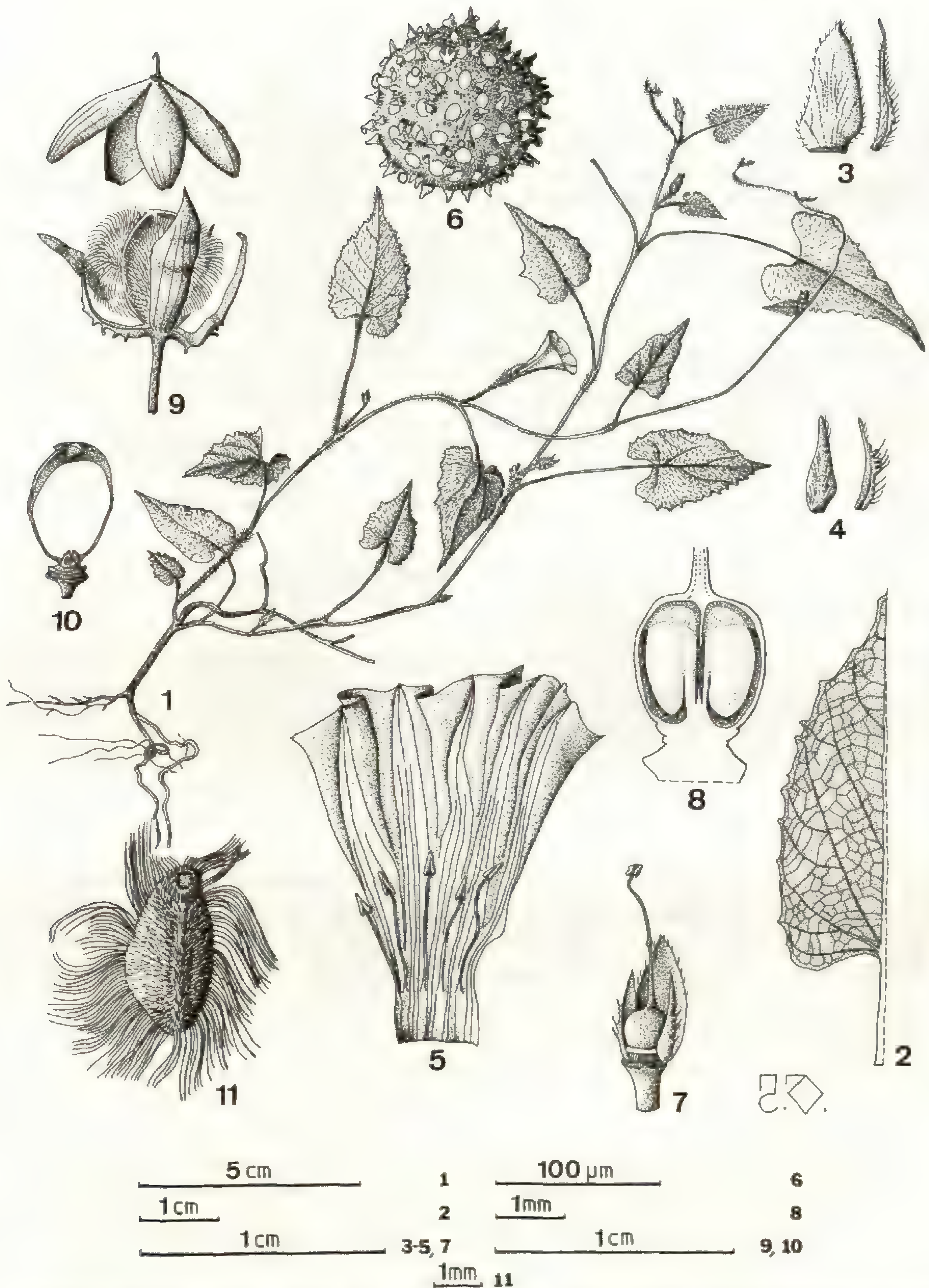


Fig. 1. — **Ipomoea herpeana** Deroin, *Humbert & Capuron 29185* : **1**, plante entière ; **3**, sépale externe en vue ventrale et de profil ; **4**, sépale interne ; **5**, corolle étalée et androcée ; **6**, grain de pollen ; **7**, gynécée et calice partiellement disséqué ; **8**, ovaire en coupe longitudinale, cloison membraneuse sommitale en pointillés ; *Decary 18987* : **2**, détail de la nervation foliaire ; **9**, capsule mûre montrant le mode de déhiscence du péricarpe ; **10**, cloison incomplète du fruit ; **11**, graine.

Ipomoea perrieri Deroin, *sp. nov.* — Fig. 2 et 5.

Arbusculus, caulis striatis cum lenticellis ovatis cinereis, ramulis gracilibus, sarmentosis in crematis locis, aut frutex scandens in silva fide PERRIER. *Folia elliptica, obovales vel raro obcordiformes, petiolo 4-16 mm longo, apice supra canaliculato, limbo glabre leviter discolore in sicco, 12-57 × 7-28 mm, basi emarginato, apice emarginato mucronato, nervis mediano et lateralibus utrinque 3-5 prominentibus in duobus paginis.*

Inflorescentia axillaris 1-flora, pedunculo 3-6 mm longo, pedicello 9-13 mm longo, bracteis 2 caducis, lanceolatis mucronulatis, externe carinatis, ca. 2 mm longis. Sepala inaequalia glabra, apice truncata mucronata, exteriora orbiculares vel ovata ca. 15 × 10 mm; interiora oblonga vel obovata ca. 18 × 8 mm, basi interne glandulis nigris punctiformibus praedita. Corolla infundibuliformis ca. 6,5 cm longa, limbo malvaceo. Stamina inaequalia, filamentis 7-15 mm longis, ca. 5 mm supra basin tubi insertis, basi applanatis margine crispatis. Antherae angustissime sagittatae ca. 10 mm longae. Pollinis grana echinata periporata ca. 120 µm in diam. Ovarium campaniformis, ca. 3 mm altum, 4-ovulatum, 2-locellatum, cum crasso septo, stylo filiforme 25 mm longo, stigmata bilobata. Discus ca. 0,5 mm altus.

Capsula ovoidea apiculata, ca. 15 mm alta, inclusa in accrescente calyce. Sepala 9-13 × 8 mm, marginibus scariosis. Pericarpium striatum in 4 valvas dehiscens. Septum pulposum, incisum in inferiore dimidia parte. Semina 4, ovales, ca. 5 mm longa, 4 mm lata, pilosa hirsute, longissime ad angulos.

Crescit in montibus prope altam vallem Maniae fluminis.

TYPE : *Perrier de la Bâthie 12551*, Centre-Ouest, Mania, rocailles de quartzite, 1 000 m, fl., fr., mars 1919 (holo-, iso-, P!).

Arbrisseau à tiges striées couvertes de lenticelles ovales cendrées, à rameaux grêles sarmenteux en terrain soumis aux feux, liane en forêt d'après PERRIER. Feuilles elliptiques, obovales, rarement obcordiformes, à pétiole long de 4-16 mm, intérieurement canaliculé à la partie distale. Limbe glabre un peu discolore sur le sec, long de 12-57 mm, large de 7-28 mm, émarginé à la base et au sommet où il présente un mucron. Glandes noires ponctiformes présentes à la face inférieure. Nervures médiane et latérales (en 3-5 paires) saillantes sur les 2 faces.

Inflorescence axillaire uniflore, à pédoncule long de 3-6 mm et pédicelle floral de 9-13 mm. Bractées 2, caduques, lancéolées mucronulées, carénées à l'extérieur, longues d'env. 2 mm. Sépales inégaux glabres, à sommet tronqué mucroné. Sépales externes orbiculaires ou ovés d'env. 15 × 10 mm. Sépales internes oblongs ou obovés d'env. 18 × 8 mm, couverts de glandes noires ponctiformes à la base de la face interne. Corolle en entonnoir d'env. 6,5 cm de longueur, à limbe mauve. Etamines inégales. Filets de 7 ou 15 mm, insérés à 5 mm du fond du tube, à bases élargies présentant des marges pubescentes crispées. Anthères très étroitement sagittées d'env. 10 mm de longueur. Grains de pollen échinulés périporés d'env. 120 µm de diam. Ovaire en cloche, haut de 3 mm, à 2 loges biovulées séparées par une cloison épaisse. Style filiforme long de 25 mm, stigmate bilobé. Disque haut d'env. 0,5 mm.

Fruit : capsule ovoïde apiculée, haute d'env. 15 mm, incluse dans le calice accrescent. Sépales de 9-13 × 8 mm, à marges scarieuses. Péricarpe strié déhiscent en 4 valves. Cloison pulpeuse, incisée verticalement dans sa moitié inférieure. Graines 4, ovales, d'env. 5 × 4 mm, pubescentes hirsutes, longuement pileuses sur les angles.

Cette espèce ressemble à celles du genre *Stictocardia* Hallier f. par la présence de glandes foliaires et de sépales tronqués ± accrescents-apprimés sur la capsule. La cloison du fruit est

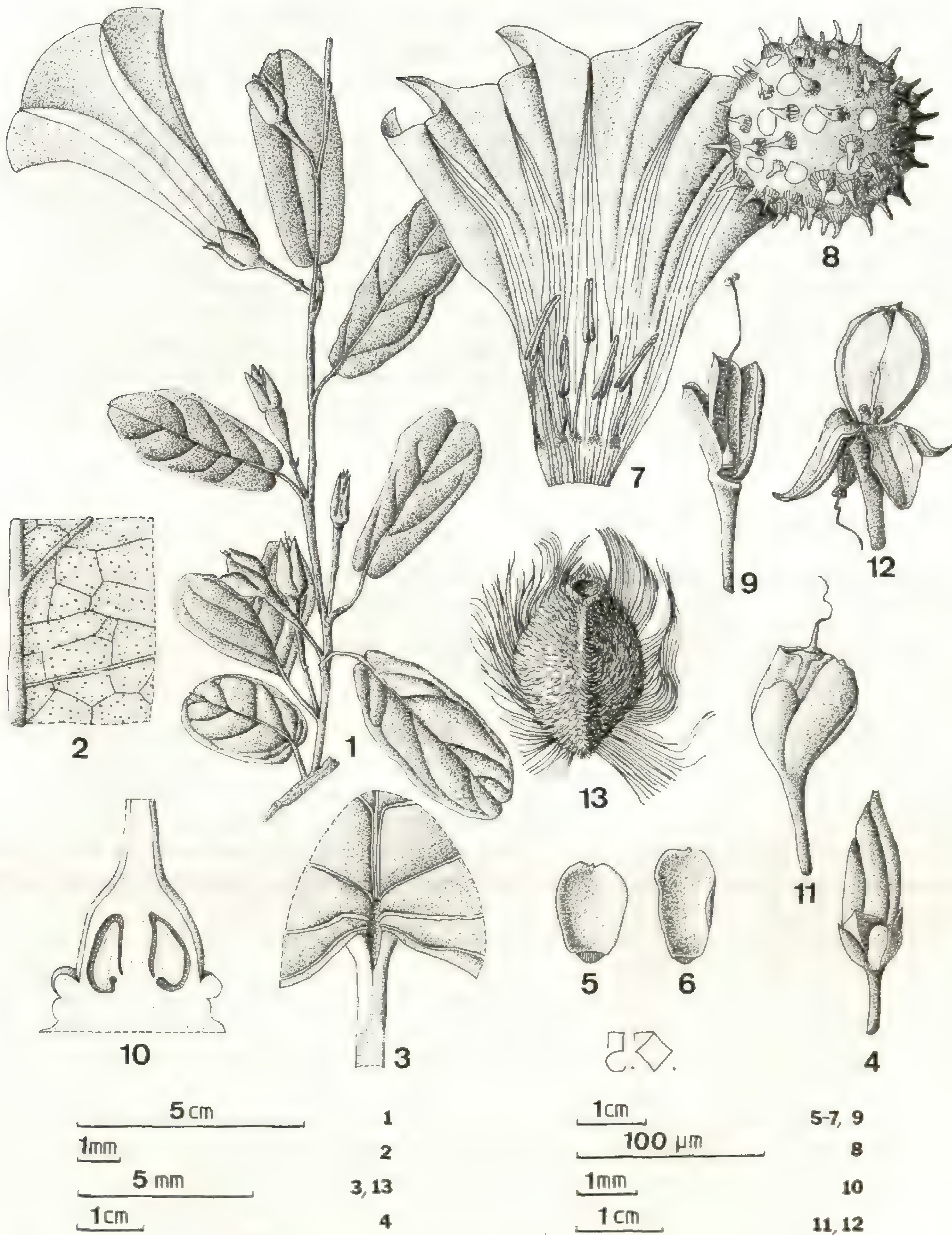


Fig. 2. — **Ipomoea perrieri** Deroin, *Perrier 12551* : **1**, rameau fleuri ; **2**, détail de la nervation foliaire ; **3**, région distale du pétiole ; **4**, bouton floral ; **5-6**, sépales externe et interne ; **7**, corolle étalée et androcée ; **8**, grain de pollen ; **9**, gynécée et calice partiellement disséqué ; **10**, ovaire en coupe longitudinale ; **11**, capsule et calice accrescent ; **12**, la même, débarassée du calice et les 4 valves du péricarpe rabattues pour montrer la cloison ; **13**, graine.

assez charnue, mais (caractère de *Ipomoea*) la cloison perpendiculaire au septum apical n'est pas aussi développée (Fig. 2, *12*). Il n'en résulte donc pas une morphologie « en lanterne », dans laquelle d'épais dissépiments enclosent les 4 graines. D'autre part la déhiscence du péricarpe est bien définie par des valves.

Les relations entre les genres *Ipomoea* et *Stictocardia* ont déjà été évoquées à propos de *Ipomoea androyensis* (Deroin, 1993). A la lumière de la morphologie de *I. perrieri*, on peut se demander si les *Stictocardia* ne seraient pas affines de différentes lignées de *Ipomoea*, sans qu'il soit possible de préciser s'ils représentent des « pré-*Ipomoea* » ou si, au contraire, ils en dérivent. En tout cas, cette espèce démontre que la combinaison : glandes noires + sépales tronqués est encore insuffisante pour définir *Stictocardia* (cf. *I. lutambensis, in* Verdcourt, 1958 et 1963). Ce genre se distingue mieux de *Ipomoea*, dès le stade *floral*, par son ovaire tétraloculaire (Hallier, 1893) résultant de l'égal développement du septum apical et d'une cloison perpendiculaire, faisant respectivement face aux nervures synlatérales et médianes.

Autre matériel étudié : *d'Alleizette s.n.*, s. loc., fl., fr., s.d.; échantillon semblable et probablement identique au type (P!).

Ipomoea pseudomarginata Deroin, *sp. nov* — Fig. 3, 4 et 5.

Ab Ipomoea marginata (Desr. *in* Lam.) Verdc. *praecipue differt foliorum limbis constanter oblongis; inflorescentiis 1 (raro 2)-floris cum pedunculis multo brevioribus quam pedicellis, bracteis inconspicuis.*

Type : *Humbert & Capuron 25906*, distr. d'Ambilobe, vallée de l'Ifasy en aval d'Anaborano, 50-200 m, fl., 31 mars 1951 (holo-, P!).

Liane très grêle, à écorce beige striée ± torsadée, présentant des poils étalés persistants et des glandes noires ponctiformes. Feuilles à pétioles pubescents longs de 4-20 mm. Limbe oblong, de 40-90 × 8-35 mm, discolore sur le sec, souvent glabrescent (pubescence dense sur le spécimen *Perrier de la Bâthie 9134*), à base cordée un peu auriculée et à sommet acuminé mucroné. Marges foliaires éparsement ciliées ou parfois glabres, saillantes dessous. Nervure médiane saillante sur les 2 faces. A la face inférieure, nervures secondaires 6-8 paires saillantes et nervures tertiaires en creux.

Inflorescences axillaires uniflores, exceptionnellement (*Humbert & Capuron 25872*) fleurs géminées. Pédoncules inflorescentiels presque nuls. Bractées 2, longues de 1 mm ou moins. Pédicelles floraux longs de 17-23 mm, épais d'env. 2 mm. Sépales subégaux, oblongs, coriaces, de 6-8 × 3 mm, mucronés, à marges scarieuses et à dos ± verruculeux selon leur situation dans le calice. Limbe sépalaire contenant des amas de cellules sécrétrices noires, disposés sur les nervures et bien visibles par transparence. Corolle en entonnoir longue de 35-80 mm, à tube brusquement élargi un peu au-dessus du calice, limbe à lobes émarginés. Etamines subégales, à filets longs de 15-20 mm, insérés à 15 mm du fond du tube, au niveau d'une zone de petits poils crispés. Cette zone est probablement teintée en pourpre sur le frais. Anthères sagittées longues, d'env. 4 mm. Grains de pollen sphériques échinulés périporés, d'env. 100 μm de diam., à épines trapues bulbeuses. Ovaire conique haut de 1 mm, à 2 loges biovulées (ovules très allongés). Style filiforme, torsadé, atteignant 40 mm dans les plus grandes fleurs. Stigmate bilobé à surface grossièrement lobulée-ciliée. Disque annulaire haut de 0,5 mm, à marge froncée. Fruit inconnu.

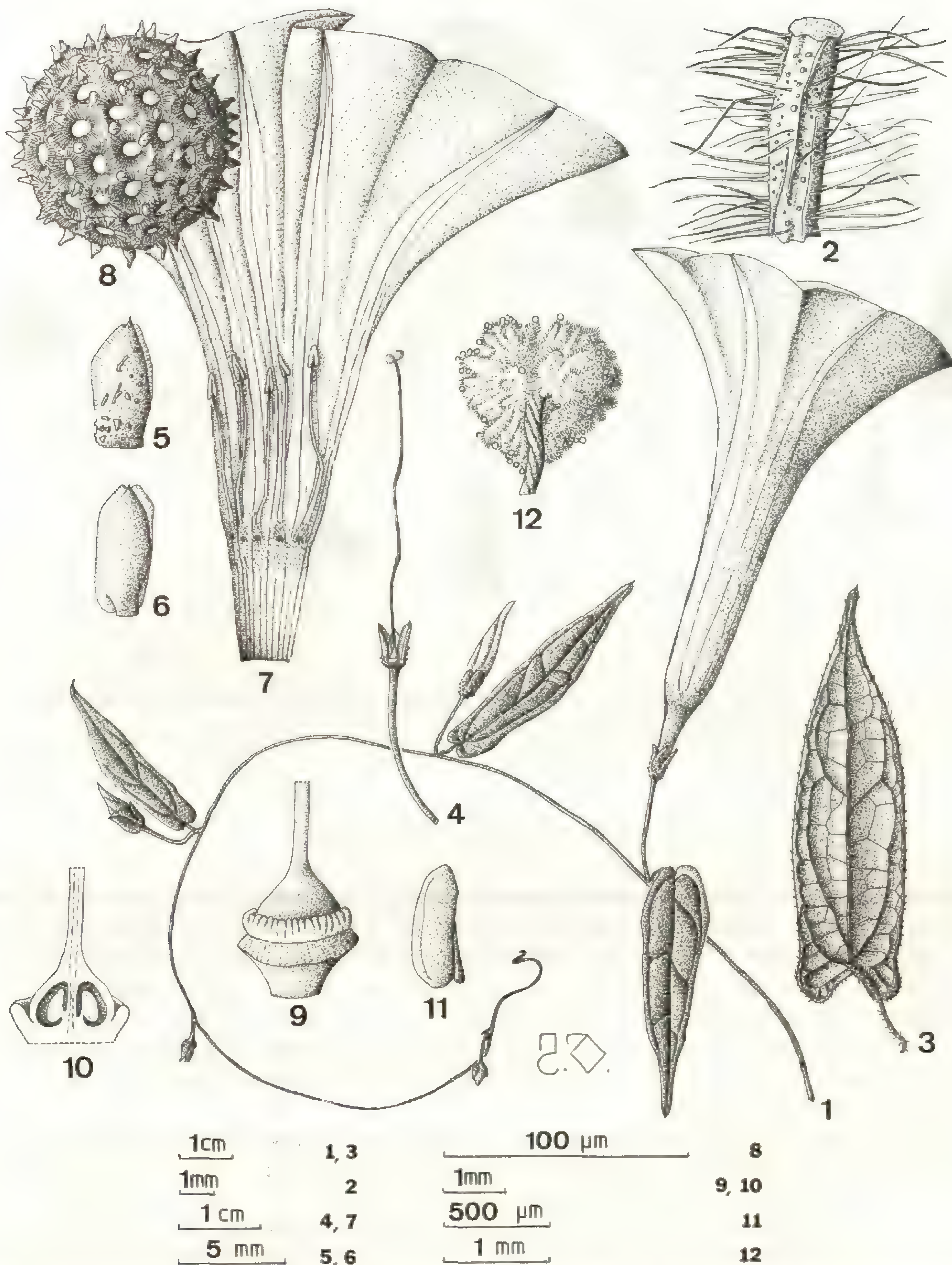


Fig. 3. — **Ipomoea pseudomarginata** Deroin, *Humbert & Capuron 25906* : **1**, extrémité d'un rameau ; **2**, détail d'une portion de tige ; **3**, feuille (face inférieure) ; **4**, pédicelle floral, calice partiellement disséqué et gynécée ; **5-6**, sépales externe et interne ; **7**, corolle étalée et androcée ; **8**, grain de pollen ; **9**, ovaire et disque ; **10**, les mêmes en coupe longitudinale ; **11**, ovule.

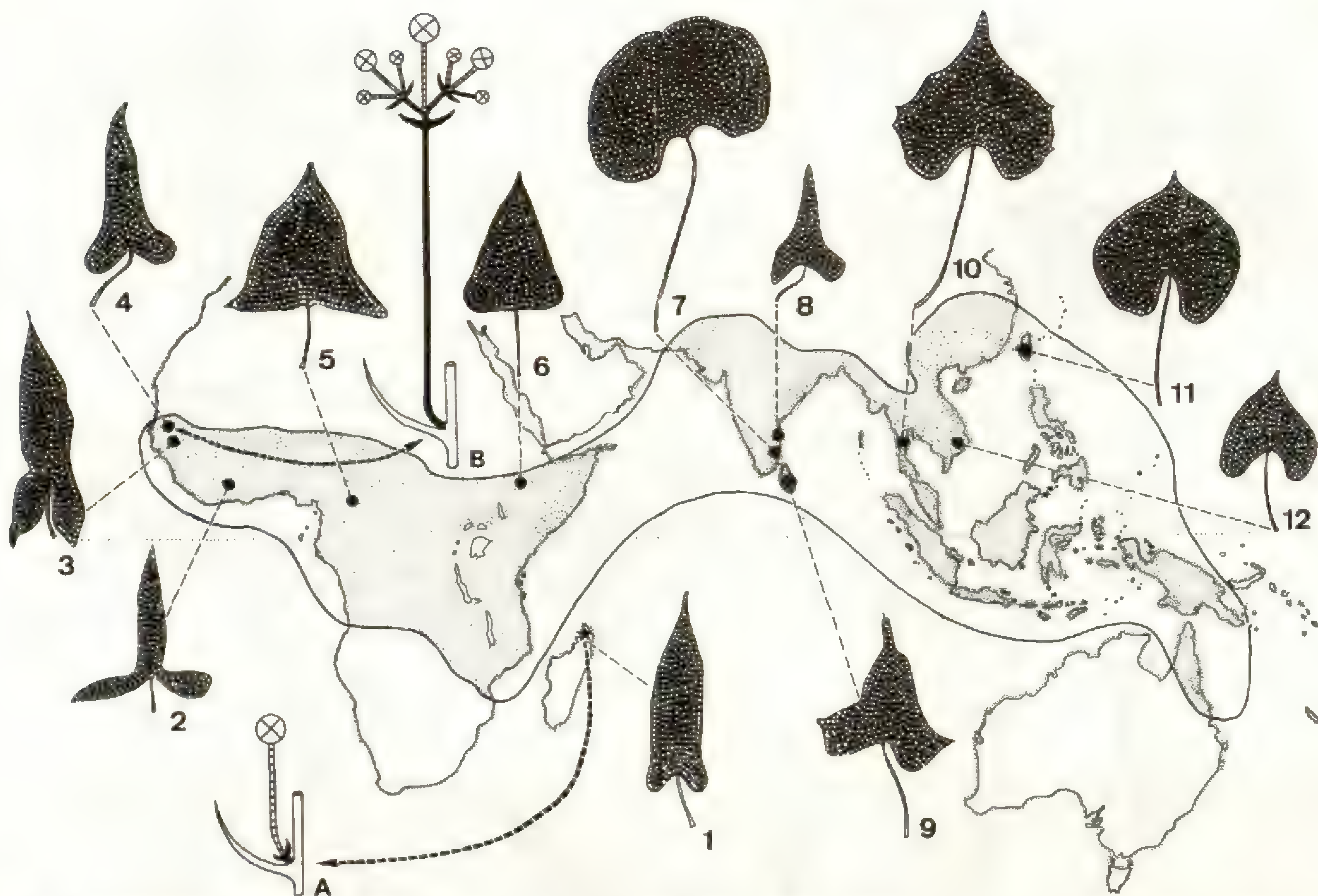


Fig. 4. — Répartition, polymorphisme foliaire et morphologie inflorescentielle de **Ipomoea pseudomarginata** Deroin (étoile, 1, A) et **Ipomoea marginata** (Desr. *in* Lam.) Verdc. (points, 2-12, B).
Echantillons (P) : **1**, *Humbert & Capuron 25906* (Madagascar) ; **2**, *Audru 4741* (Côte d'Ivoire) ; **3**, *Boudet 3924* (Sénégal) ; **4**, *J. & A. Raynal 6326* (Sénégal) ; **5**, *Letouzey 6350* (Cameroun) ; **6**, *Quartin-Dillon & Petit 92* (Ethiopie) ; **7**, *Thomson s. n.* (Maisor & Carnatie) ; **8**, *Leschenault 721 bis* (Côte de Coromandel) ; **9**, *Thwaites 1937* (Ceylan) ; **10**, *Griffith 866/1* (Birmanie et Péninsule malaise) ; **11**, *Henry 1954* (Formose) ; **12**, *Thorel 40* (Cochinchine).
Répartition reprise de Ooststroom (1953) pour la partie orientale.

Cette espèce est très étroitement apparentée à *I. marginata* (Desr. *in* Lam.) Verdc. largement répandue dans l'Ancien Monde, et souvent encore nommée *I. sepiaria* Koenig ex Roxb. (Roxburgh, 1824 ; Verdcourt, 1987 ; Lejoly & Lisowski, 1992). Elle en diffère par les caractères inflorescentiels (Fig. 4, *A* et *B*) : nombre de fleurs, rapport dimensionnel des pédoncules et des pédicelles, taille des bractées, ainsi que par les limbes foliaires toujours oblongs acuminés. Or, l'examen des échantillons de *I. marginata* de l'Herbier de Paris (Fig. 4, *1-12*) ne permet pas de retrouver cette forme et, par ailleurs, les feuilles sont souvent très variables sur un même rameau.

L'importance de ces différences paraît suffisante pour accorder un rang spécifique à ce taxon ± limité à la région du Sambirano (Fig. 5).

Autre matériel étudié : *Bosser 20237*, PK 60, route Ambilobe-Ambanja, fl., 18 avr. 1970 ; *Decary 1602, 1607*, env. de Maromandia (Beraty), fl., 17 mars 1923 ; *1773, 1779, 1780*, Ankaizina, 1 000 m, fl., 11 avr. 1923 ; *2145, 2156*, distr. de Maromandia, vallée de l'Antsahakolany, fl., 10 juin 1923 ; *Humbert & Capuron 25872*, distr. Ambilobe, vallée de l'Ifasy en aval d'Anaborano, 50-200 m, fl., 31 mars 1951 (même localité que le type) ; *Perrier de la Bâthie 9134*, massif du Manongarivo, env. du Mt. Bevaky, fl., mars 1909 — tous P!.

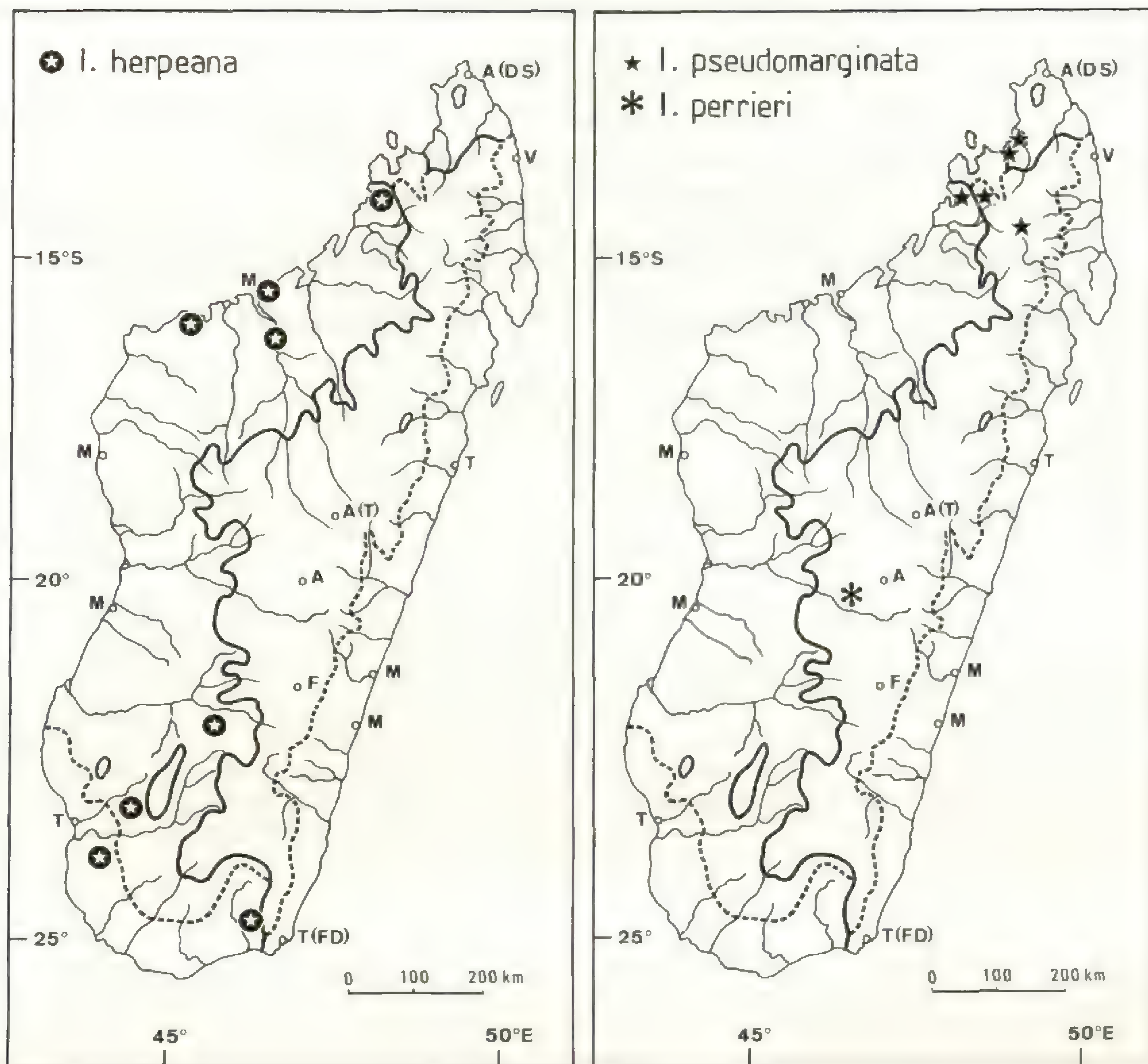


Fig. 5. — Carte de situation des récoltes (localisation approximative pour *I. perrieri*).

BIBLIOGRAPHIE

DEROIN, T., 1992 (publ. 1993). — Convolvulacées nouvelles du Sud de Madagascar. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., 14, sect. B, *Adansonia*, nos 3-4 : 335-346.

GONÇALVES, M. L., 1987. — *Convolvulaceae in* E. LAUNERT, *Flora Zambesiaca* 8, 1 : 1-142.

HALLIER, H., 1893. — *Convolvulaceae africanae. Bot. Jahrb. Syst.* 18 : 81-160.

LEJOLY, J. & LISOWSKI, S., 1992. — Les genres *Merremia* et *Ipomoea* (*Convolvulaceae*) dans la Flore d'Afrique Centrale (Zaïre, Rwanda, Burundi). *Fragm. Flor. Geobot.* 37 : 21-125.

OOSTSTROOM, S. J. VAN, 1953. — *Convolvulaceae in Flora Malesiana*, ser. I, 4 : 388-512.

ROXBURGH, W., 1824. — *Flora Indica.* Ed. Carey & Wall., 2, 558 p. : 90.

Verdcourt, B., 1958. — Notes from the East African Herbarium : IV. Notes on African *Convolvulaceae* (Part 2). *Kew Bull.* 13 : 185-197.

Verdcourt, B., 1963. — *Convolvulaceae. F.T.E.A.* 110 : 1-161.

Verdcourt, B., 1967. — New *Convolvulaceae* from the Flora Zambesiaca area — II. *Kirkia* 6 : 117-122.

Verdcourt, B., 1987. — Three corrections to the Flora of Tropical East Africa. *Kew Bull.* 42 : 657-660.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, nos 1-4 : 85-106.

Morphology and anatomy of the malagasy genus *Physena* (*Physenaceae*), with a discussion of the relationships of the genus

W. C. Dickison & R. B. Miller

Summary : The vegetative and reproductive morphology and anatomy of the puzzling Malagasy dicotyledonous genus *Physena* was studied in an attempt to determine its affinities. The first detailed descriptions of leaf, axis, nodal, wood, floral, pollen, and fruit morphology and anatomy are provided. A summation of available evidence supports recognition of the family *Physenaceae*. The taxon possesses a combination of primitive and advanced character states that suggests different patterns of relationships depending upon emphasis. The tricolpate, spinulose pollen with tectal microperforations, basifixed anthers with an endothecial-like connective hypodermis and linear dehiscence, and specializations related to presumed anemophily are reminiscent of various taxa assigned to the hamamelid complex and support the view that the family represents an isolated Southern Hemisphere member of the *Hamamelididae*. The brochidodromous leaf venation, unilacunar nodal structure, and wood anatomy with solitary vessel elements having simple perforation plates and small alternate intervascular pits most closely resembles certain elements of the thealean complex. With no single recognizable category of close surviving relatives, the most satisfactory placement of the family in the general system of classification remains uncertain.

Résumé : La morphologie et l'anatomie d'organes végétatifs et reproducteurs de l'énigmatique genre malgache *Physena* (Dicotylédones) ont été étudiées pour déterminer ses affinités. Les descriptions détaillées de la morphologie et de l'anatomie des feuilles, axes, nœuds, bois, fleurs, pollen et fruits sont données pour la première fois. L'ensemble des informations recensées confirme la reconnaissance de la famille des *Physenaceae*. Le taxon possède une combinaison de caractères primitifs et évolués qui suggère des relations différentes selon l'importance relative donnée à chaque caractère. Le pollen tricolpé, échinulé, à tectum microperforé, les anthères basifixes à déhiscence longitudinale dont l'hypoderme du connectif a la structure d'une assise mécanique, et des spécialisations liées à une probable anémophilie, évoquent plusieurs taxa assignés au complexe hamamélididéen et appuient l'idée que la famille représente un membre des *Hamamelididae* isolé dans l'hémisphère Sud. La nervation brochidodrome de la feuille, la structure nodale unilacunaire, et l'anatomie du bois à éléments vasculaires isolés avec des perforations simples et des petites ponctuations intervasculaires alternes, font penser à certains éléments du complexe théaléen. Puisqu'il n'existe aucune parenté étroite entre *Physena* et d'autres plantes vivantes, le placement de la famille dans le système général de classification demeure incertain.

William C. Dickison, Department of Biology, The University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27599-3280, U.S.A.
Regis B. Miller, Center for Wood Anatomy Research, USDA Forest Service, Forest Products Laboratory, One Gifford Pinchot Drive, Madison, Wisconsin 53705-2398, U.S.A. The Forest Products Laboratory is maintained in cooperation with the University of Wisconsin.

INTRODUCTION

The woody, dicotyledonous genus *Physena* Noronh. ex Thouars is currently represented by two species endemic to Madagascar : *P. madagascariensis* Tul. and *P. sessiliflora* Tul. (Capuron, 1968). The plant is a shrub or small tree, with simple, alternate, exstipulate leaves. Plants are dioecious, with unisexual and apetalous flowers. Since its original description, the relationships of the genus have remained enigmatic. The taxonomic history of *Physena* are summarized by Capuron (1968) and Takhtajan (1987). Various diverse affinities have been suggested, generally without explanation. Bentham & Hooker (1862) treated the genus as an anomalous taxon within the *Passifloraceae*. Hutchinson (1967) also regarded *Physena* to be a component of *Passifloraceae*. The interpretation that *Physena* possesses parietal placentation led to its inclusion in the *Capparaceae* (Pax & Hoffmann, 1936; Willis, 1973) and *Flacourtiaceae* (Perrier, 1946).

Erdtman (1952) briefly described *Physena* pollen and concluded that the genus deviated considerably from the *Capparaceae* but showed some resemblances to certain *Theaceae* (e.g., *Asteropeia*). Takhtajan (1987) subsequently recognized the independent family *Physenaceae* that was positioned in the Sapindales. Thorne (1976, 1983, 1992) listed *Physena* as a taxon *incertae sedis*. Cronquist (1988) tentatively proposed aligning the *Physenaceae* with his concept of *Hamamelidae* (Urticales), emphasizing their reduced, unisexual flowers, long, latrorse anthers, and other features.

The recent availability of excellent liquid-preserved materials of *Physena madagascariensis* provided an opportunity to describe thoroughly the vegetative and reproductive morphology and anatomy of the genus for the first time, and assess the role of these evidences in the search for its nearest surviving relatives.

MATERIALS AND METHODS

This study is based upon examination of dried and fluid-preserved leaves, stems, wood, flowers, and fruits (Table 1). Standard microtechnical methods were utilized. Flowers, fruits, leaves, young stems, and nodes were paraffin-embedded, serially sectioned transversely and longitudinally at 5-10 μm, and stained with safranin-fast green (Johansen, 1940). Floral parts were also critical-point dried, sputtercoated with gold-palladium, and viewed with the scanning electron microscope (SEM).

Pollen was prepared by the acetolysis method outlined by Erdtman (1960). Acetolyzed pollen was vacuum coated with gold-palladium and observed directly with the SEM. For transmission electron microscopy (TEM), acetolyzed grains were washed, transferred to 1 % osmium tetraoxide for 1-2 hours, dehydrated in a graded alcohol series to acetone, embedded in epon-aralidite, and sectioned. Thin sections were stained with uranylacetate and lead citrate. Measurements were obtained by measuring 25 grains mounted in glycerin jelly under oil immersion (ca. × 1 000).

Wood samples were boiled in water and cut on a sledge microtome at a thickness of 20 μm. Resulting sections were stained with safranin. Data relating to wood cell length were obtained by making 50 measurements from macerations prepared using Jeffrey's fluid. Cell diameters were measured from transverse sections and included walls. Stomatal patterns were observed in prepared paradermal sections.

Leaf venation was examined using leaves cleared in 5% NaOH at 60° C (ARNOTT, 1959). All drawings were made from prepared and stained sections with a Wild Heerbrugg camera lucida. In the following descriptions, the extreme and mean values for statistical data are given.

TABLE 1 : Specimens of **Physena** examined.

SPECIES	COLLECTOR AND HERBARIUM	TYPE OF MATERIAL[1]
P. madagascariensis Tul.	*Service Eaux et Forêts de Madagascar 8011 SF* (P)	P
	F. Badré 2085 (MO, P)	W (MADw 46631)[2]
	L. Dorr et al. 3525 (MO, P)	W (MADw 44404)
	G. Schatz et al. 2708 (MO, P)	Fl, Fr, L, Lp, P, S
	G. Schatz et al. 2350 (MO, P)	Fl, Fr, L, Lp, S
P. sessiliflora Tul.	*R. Capuron 8464* (P)	P

1. Fl, flower; Fr, fruit and seed; L, leaf; Lp, liquid-preserved; P, pollen; S, stem; W, wood.
2. Abbreviation of xylarium follows STERN (1988).

VEGETATIVE MORPHOLOGY AND ANATOMY

LEAF

Leaves simple, petiolate, exstipulate, and alternate. Petioles short and articulated. Blades of *P. madagascariensis* more or less oblong, with an acuminate apex, obtuse base, and entire margins. Venation of the lamina pinnate. Secondary venation brochidodromous with secondary veins rather fine (Fig, 1, *1*). Tertiary venation reticulate. High order venation forms an incomplete to imperfect areolation of irregular shape and size. Veinlets simple or variously branched. The continuous fibrous sheath system along the venation extends to the ultimate veinlets. Specialized terminal cells thick-walled, irregularly shaped, often dilated, pitted, tracheoid or sclerotic, and occur as single elements or in clusters (Fig. 2, *10*).

PETIOLE

A thick cuticle (8.0 µm) covers the surface. Epidermal cells have dome-shaped outer walls and ground tissue is compact, composed of parenchymatous cells with walls having numerous pits or pit fields. Many cortical cells contain red-staining or golden brown deposits. Vascular tissue throughout the petiole in the form of an arc-shaped bundle that becomes surrounded by a multiseriate fibrous sheath in more distal regions (Fig. 1, *2*). Druses and irregular-shaped crystal deposits are scattered throughout the ground tissues.

LAMINA : IN SURFACE VIEW

Trichomes absent. Adaxial epidermal cells 4-7-sided with straight to slightly curved anticlinal walls; cells not elongated over the veins. Abaxial epidermal cells 4-7(8)-sided with straight to curved anticlinal walls; cells not elongated over the veins. Stomata confined to the abaxial surface, anomocytic; guard cell pairs average 23.0 μm in length and 20.5 μm in width based upon 20 measurements (Fig. 1, *4*).

LAMINA : IN TRANSVERSE VIEW

The lamina bifacial (Fig. 2, *9*). Adaxial cuticle 4.0 μm thick, smooth; abaxial cuticle 3.5 μm thick, up to 10 μm thick over the midrib, smooth. Adaxial epidermal cells procumbent or commonly square, and only slightly larger than the procumbent or square abaxial cells. Epidermal cells over the midrib have dome-shaped outer walls. Epidermal cells are thin-walled and stomata are level with unspecialized epidermal cells. Guard cells possess small outer cuticular ledges. The mesophyll composed of one or less commonly two layers of palisade cells and a spongy region with moderate intercellular space. Cells of the spongy zone commonly filled with golden brown contents. The lowermost layer of palisade not clearly differentiated from the spongy zone. The midrib contains an arc-shaped vascular strand surrounded by a multiseriate (5-6 layers) sheath of sclerenchymatous fibers (Fig. 1, *3*). Ground tissue of midrib parenchymatous. Both major and minor veins completely jacketed by thick-walled, lignified fibrous elements (Fig. 2, *10*). The vein sheath is multiseriate around larger vascular bundles and does not extend to the surface. Druses are scattered throughout the mesophyll and ground tissue of the midrib.

YOUNG STEM AND NODE

A cuticle up to 10 μm thick covers the surface. Epidermal cells erect, with dome-shaped or bottle-shaped outer walls in young twigs, rectangular in older stems. Periderm arises in subepidermal layers. The cortex about 8-10 cells thick, parenchymatous, with some cells having golden brown deposits. Vascular tissue forms a complete cylinder, with a well-developed ring (2-3 cells thick) of perivascular sclerenchyma fibers. Secondary phloem is without mechanical tissue. The secondary xylem is traversed by narrow rays and contains solitary vessels that are angular to circular in outline. The pith region composed of parenchyma, with some cells becoming lignified and pitted. Druse and prismatic crystals occur in the cortex and pith.

Nodal anatomy unilacunar, one-trace, with an arc-shaped leaf trace as viewed in transection (Fig. 1, *5*).

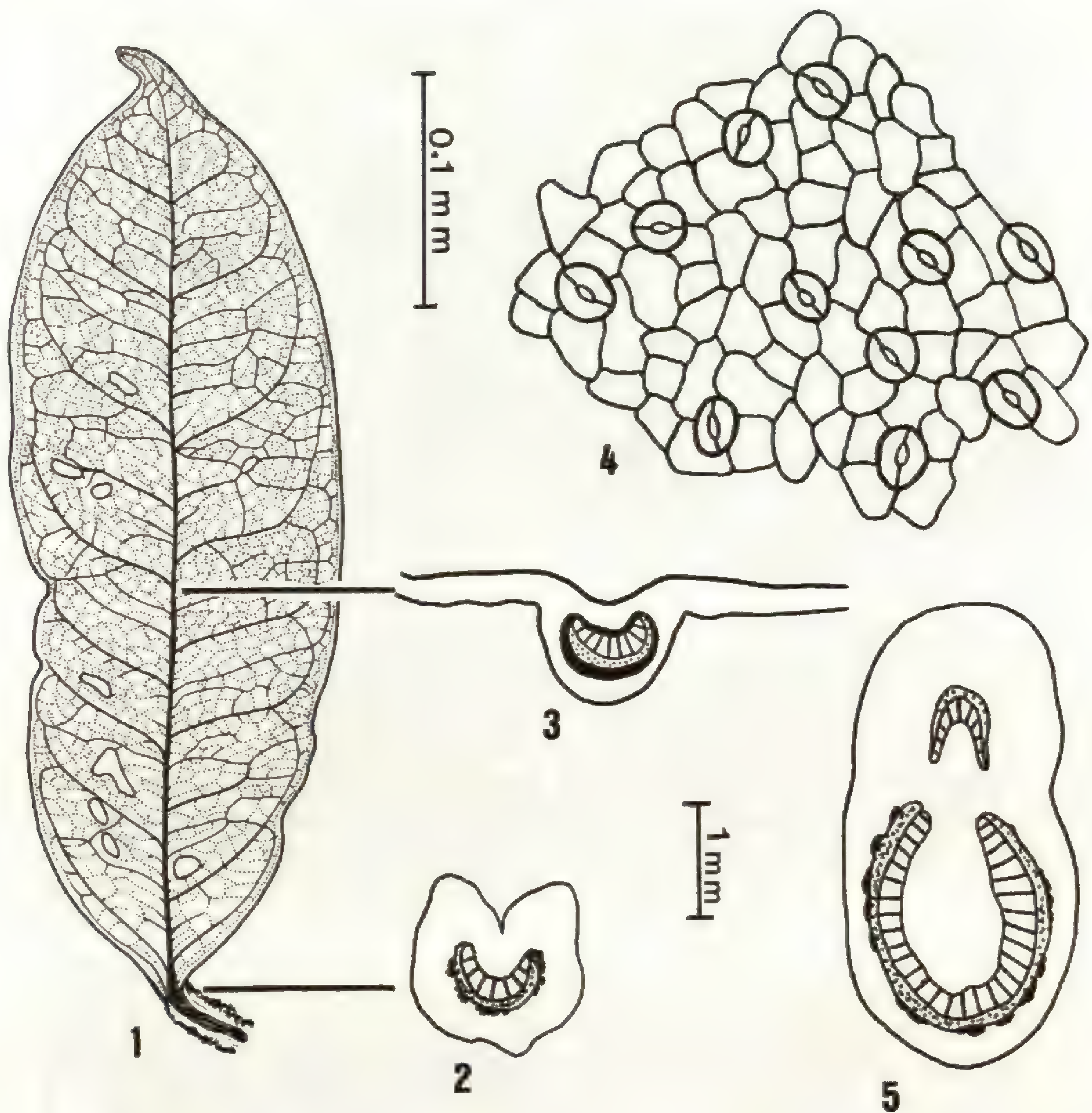


Fig. 1. — Vegetative anatomy of **Physena madagascariensis** : **1**, cleared leaf illustrating major venation; **2**, transverse section through the distal region of petiole showing pattern of vascularization; **3**, transverse section through midrib at midlength; **4**, abaxial foliar epidermis showing anomocytic mature stomatal pattern; **5**, transverse section through the node illustrating unilacunar, one-trace condition. Blackened area = sclerenchyma, stippled region = phloem, hatched = xylem.

BARK (OF MATURE STEM)

External periderm cracked and composed of thin-walled compressed phellem cells filled with dark deposits. Secondary phloem abundant, highly sclerified, and composed of sieve-tube elements, companion cells, phloem parenchyma, abundant sclereids, and is traversed by narrow rays that become dilated toward the outside. Numerous, large, and extremely thick-walled brachysclereids ("stone cells") irregularly occur as scattered, solitary sclereids or in

groups throughout the middle and outer phloem regions. Prismatic crystals occur in the older regions of the bark.

WOOD

Heartwood light to medium brown (not present in MADw 44404); sapwood light cream and similar to heartwood color, or distinct from heartwood color. Basic specific gravity medium (0.40-0.75).

Growth rings indistinct or absent; diffuse-porous. Vessels rounded in outline and exclusively solitary (Fig. 2, *6*); 10-28 per mm² (means : 13 in MADw 46631 and 20 in MADw 44404); 35-100 μm in tangential diameter (means : 47 μm in MADw 44404 and 82 μm in MADw 46631); 160-547 μm in element length (means : 302 μm in MADw 44404 and 316 μm in MADw 46631). Perforation plates simple (end walls slightly inclined to transverse). Intervessel pits alternate; circular or oval; 4-6 μm diam.; vessel-ray pitting with distinct borders; similar to intervessel pits in size and shape; nonvestured. Occasional deposits in heartwood vessels (mostly yellowish brown). Fibers nonseptate; thin to thick-walled; 614-1097 μm in length (means : 734 μm in MADw 44404 and 948 μm in MADw 46631); pits simple to minutely bordered and common in both radial and tangential walls. Vascular or vasicentric tracheids present (intergrading in size, shape, and pitting with the narrow vessel elements). Paratracheal parenchyma aliform, or confluent and unilateral paratracheal (Fig. 2, *7*). Aliform parenchyma of the winged type. Axial parenchyma mostly four (3-4) cells per parenchyma strand. Rays homocellular, typically with square and/or upright cells, or heterocellular, more than 4 rows of upright and/or square cells (Fig. 2, *8*); 4-12 per mm; 1-2 cells wide (exclusively uniseriate in MADw 44404 and 1-2, rarely 3, cells wide in MADw 46631); 303-552 μm in height (means : 425 μm in MADw 44404 and 435 μm in MADw 46631). Storied structure not observed. Prismatic crystals occasional in upright and/or square ray cells (absent in MADw 44404); one crystal per cell or chamber.

REPRODUCTIVE MORPHOLOGY AND ANATOMY

GENERAL FLORAL ORGANOGRAPHY AND ANATOMY

Flowers are borne in axillary racemes. Flowers are pedicellate, actinomorphic, apetalous, and unisexual (Fig. 4, *16, 17, 30*). Staminate flowers possess a rudimentary gynoecium devoid of ovules and have a pair of short styles (Fig. 4, *31*). Calyces of both male and female flowers consist of 5-9 weakly imbricate sepals, some of which are slightly united at lower levels. Sepals covered internally with numerous multicellular, uniseriate, unbranched trichomes (Fig. 4, *19*). Sepals have stomata that are particularly abundant proximally on the abaxial surface. Stomata often protrude above the surface of the epidermis, with the guard cells surrounded by, and supported on, columns of epidermal cells a single cell high (Fig. 3, *15*). Guard cells possess thickened and highly lignified inner and outer walls as viewed in transection. The sepal

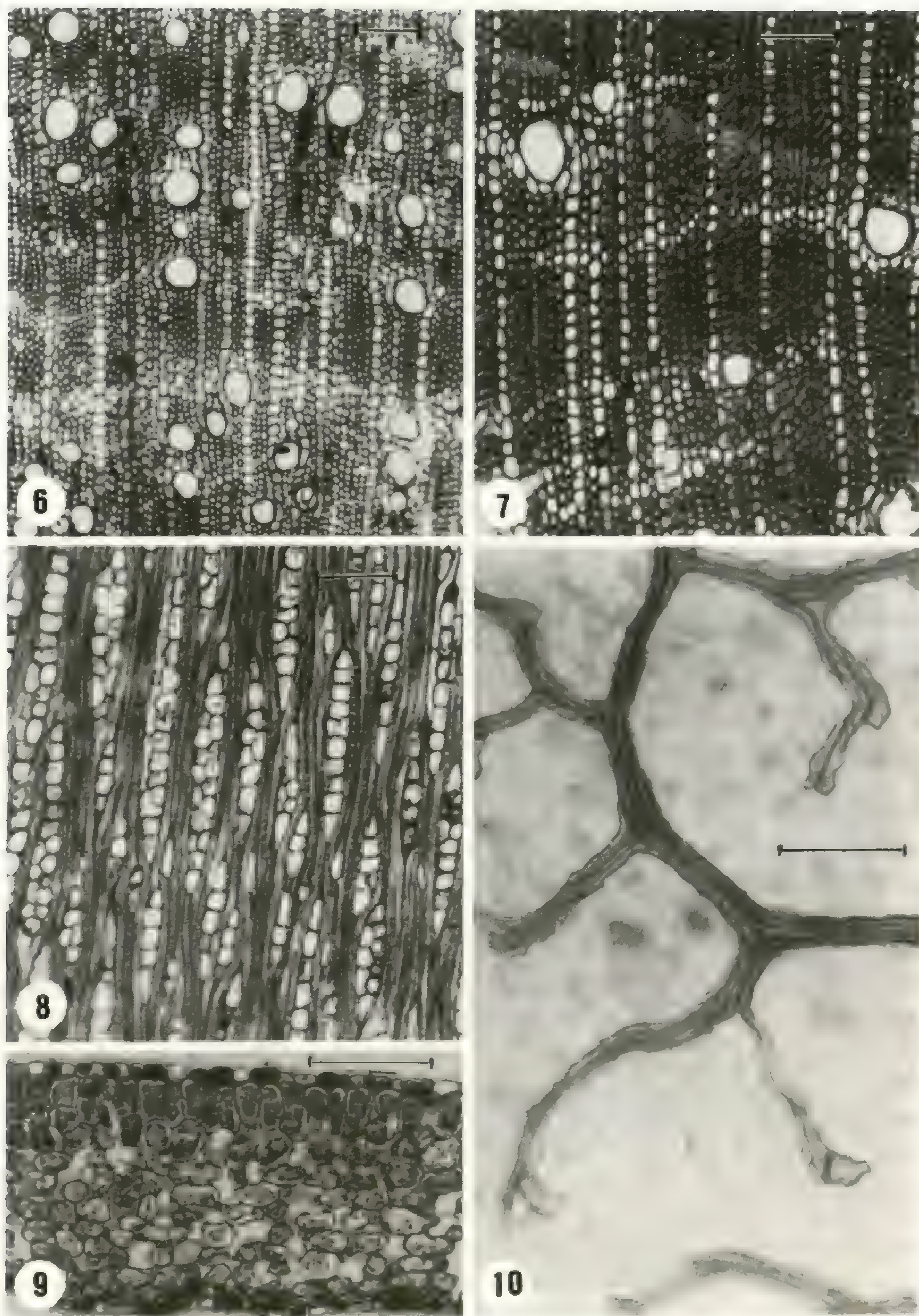


Fig. 2. — Vegetative anatomy of **Physena madagascariensis** : **6**, transverse section of wood showing solitary pore distribution ; **7**, transverse section of wood showing abundant paratracheal axial parenchyma ; **8**, tangential section of wood illustrating uniseriate, and biseriate rays ; **9**, transverse section of leaf ; **10**, cleared leaf illustrating sclerenchyma ensheathed veinlets and specialized terminal elements. Bar : 0.1 μm.

epidermis has a thin deposition of cutin on both surfaces. The thickest region of the mesophyll comprises 6-8 layers of undifferentiated, compactly arranged ground parenchyma. Both epidermal and mesophyll cells frequently filled with golden brown contents. Irregular crystal deposits occur infrequently throughout the sepal mesophyll.

Male flowers possess an essentially apostemonous androecium containing 8-25 (mostly 10-14) stamens (Fig. 4, *30*). Stamens arise in a single whorl, although one or more stamens may be positioned outside the cycle. At the very base, the filaments of a variable number of stamens are united over a short distance. Each stamen is differentiated into a short filament and an elongated, basifixed anther (Fig. 4, *32, 33*). Anthers extend well beyond the sepals. Filaments circular to somewhat rectangular in outline and composed of an epidermis and parenchymatous ground tissue. Each anther contains two pairs of marginal sporangia that dehisce laterally. The thecal lobes protrude below their proximal juncture with the connective. The anther wall differentiates into an outer epidermis, a fibrous endothecium with lignified thickenings in the form of bands, and a single layer of tapetum. Epidermal cells are covered with a striate cuticle and often have golden brown contents. The fibrous endothecium is located over each theca and is continuous with the connective hypodermis that extends across the dorsal and ventral sides of the anther. The connective hypodermis is composed of fibrous, endothecial-like cells (Fig. 4, *40*). Before dehiscence, the partition between the two locules of the same theca breaks down to form a single chamber (Fig. 4, *40*).

Female flowers have a superior, bicarpellate, glabrous gynoecium that is sessile on the receptacle (Fig. 3, *11*). Carpels are completely fused along the length of their abaxial ovarian surfaces. A pair of very long (ca. 3 mm), solid styles arise from a depression at the top of the ovary and are free except at the very base (Fig. 4, *16, 17, 29*). Elongate epidermal cells project as delicate, lateral fibrillar appendages around the length of the style (Fig. 3, *12*).

At extreme lower levels, the compound, ovoid ovary is two-loculed, and the septum separating the two chambers is complete. The central portion of the septum is enlarged and forms the placental region near the center of the ovary. Slightly higher, although still near the base of the ovary, the enlarged central placental region divides into four distinct placentae and the ovary becomes unilocular. At midlevel, the partition dividing the ovary into two locules is lost except for remnants intruding into the chamber from the ovary wall. At the very top of the ovary, the internal septum again becomes complete and two chambers are formed (Fig. 4, *24-28*). The ovary wall is composed of an outer epidermis of conspicuously upright cells and a middle zone consisting of compact parenchyma. Patches of cells with golden brown contents extend around the inner mesophyll zone. Druses are scattered throughout the inner areas of the receptacle and lower levels of the ovary.

The ovary contains four bitegmic, campylotropous ovules (two per locule) attached near the center, and floor, of the ovary on axile placentae. Each ovule is borne on a long, upward-directed funiculus and has a curved body so that at maturity the micropyle is either directed downward to face the placenta or inward toward the funiculus (Fig. 3, *13*). The inner integument is longer than the outer integument and forms the micropyle. The megagametophyte is situated below the epidermis at the micropylar end and is separated from the epidermis by one or two layers of subepidermal tissue. The subepidermal layer appears to be derived from the epidermis, suggesting that the ovule is crassinucellate.

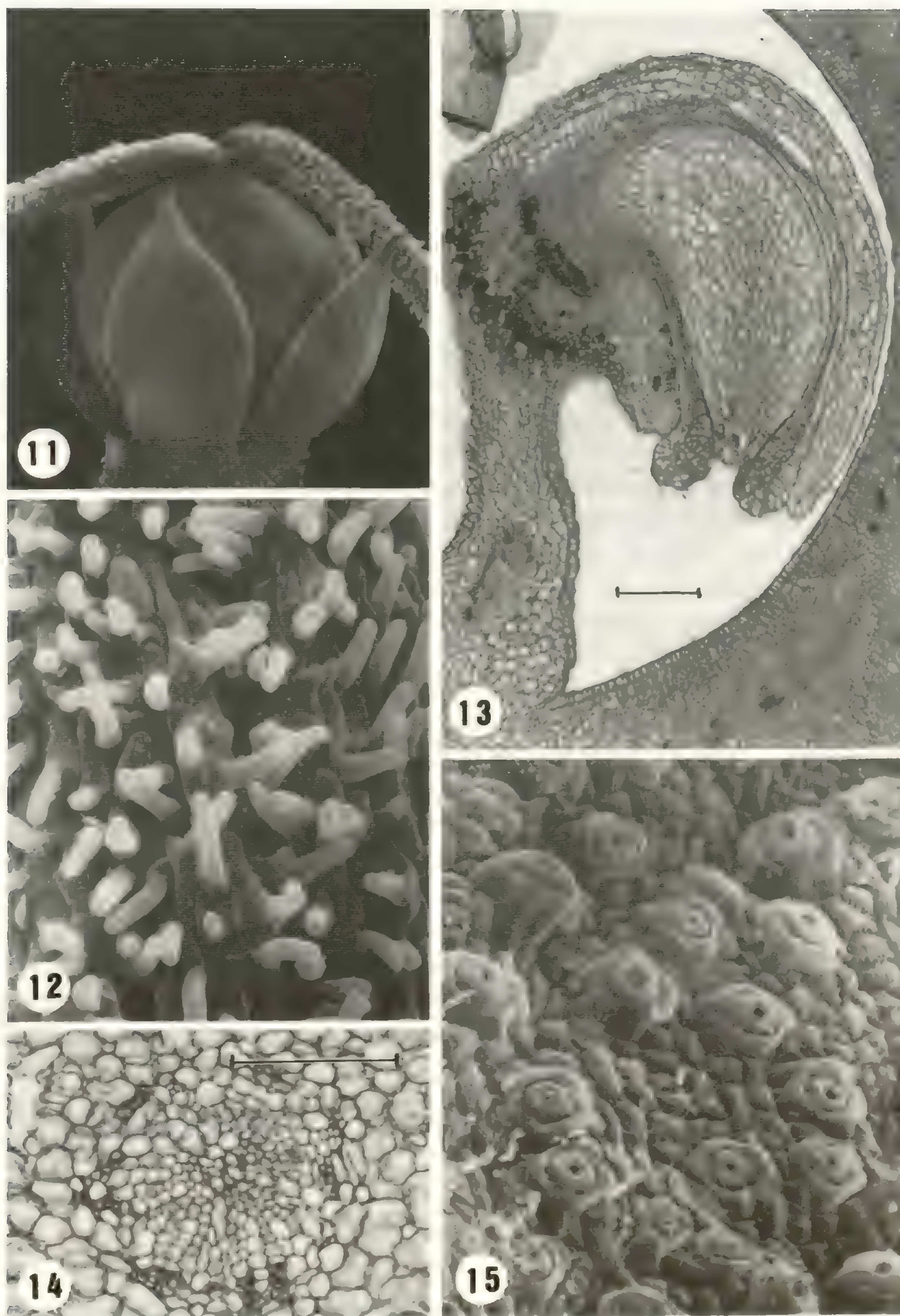


Fig. 3. — Floral anatomy of **Physena madagascariensis** : **11**, side view of female flower, SEM × 15 ; **12**, detail of style surface showing lateral appendages, SEM × 150 ; **13**, longitudinal section of campylotropous ovule. Note bitegmic condition. Bar : 0.1 µm ; **14**, transverse section of amphicribral sepallary trace. Bar : 0.1 µm ; **15**, detail of abaxial sepal surface showing numerous raised stomata, SEM × 300.

FLORAL VASCULAR ANATOMY

A ring of many discrete, closely spaced bundles is present in the receptacle. Sepals of both male and female flowers receive a single conspicuous trace that arises at a low level in the receptacle and extends upward and outward through the cortex (Fig. 4, *20-22, 34-36*). Each sepal trace is typically associated with a single interfascicular region, although occasionally two sepallary traces confront one gap. Sepal traces are initially amphicribral (Fig. 3, *14*), but become collateral and flattened in outline at the calyx base. Median sepal bundles are splayed and appear to be composed of several spreading strands of tracheary elements (Fig. 4, *18*). Minor secondary and tertiary veins arise in a random manner and follow a very irregular course. Sepallary veins often terminate in a single irregular-shaped, enlarged and pitted tracheary element or a cluster of dilated, pitted cells.

Each stamen receives a single trace that originates directly from the central cylinder (Fig. 4, *37-39*). The unbranched stamen bundle extends through the connective and ends at the upper limits of the anther (Fig. 4, *40*). Stamen vascular bundles typically consist of 3 or 4 tracheary elements surrounded, or partially surrounded, by phloem. The residual central vascular cylinder of the male flower extends upward and vascularizes the rudimentary gynoecium.

At the base of the gynoecium in pistillate flowers, the central cylinder becomes organized into an internal vascular core and an outer ring of numerous (ca. 20-30), small to medium-sized, collateral bundles. The outer complex of bundles subsequently enters the ovary as a system of anastomosing wall strands that end near the top of the ovary (Fig. 4, *23-24*). Each carpel possesses a somewhat distinct dorsal bundle in the adaxial wall that terminates at the stigma. Below the level of locule formation, the central vascular system consists of a dissected ring of phloem with four or five internal xylem patches. Within the enlarged placental region, the vascular cylinder begins to subdivide into four arcs. Each arc extends as a single bundle into the adjacent funiculus. As the ovulary trace traverses the placenta and enters the funiculus, the xylem and phloem become inverted (Fig. 4, *25, 26*). This transition may be accompanied by an amphicribral condition of the bundle over a short distance. The ovular trace extends through the funicle and divides within the chalaza into several fine veins that reach the outer integument but do not extend beyond the chalazal region (Fig. 4, *27*).

POLLEN

Both species of *Physena* possess pollen of similar morphology. Pollen solitary, radially symmetrical, small to medium-sized, tricolpate, circular to slightly semiangular in outline in polar view, and spherical to prolate-spheroidal in shape, (20.7-)23.5(-27.6) μm in polar view × (20.5-)22.6(-25.3) μm in equatorial view (Fig. 5, *41*). Colpae comparatively short, wide (ca. 9.2 μm), meridionally elongated, with nontapering ends, and covered with polymorphic granules and prominent spinules (Fig. 5, *42*). Exine about 0.8-1.0 μm thick in the center of the mesocolpium, becoming thinner near the colpi. Exine differentiated into a tectum, columellae, footlayer, and endexine. The tectum comprising about one-third of total exine thickness,

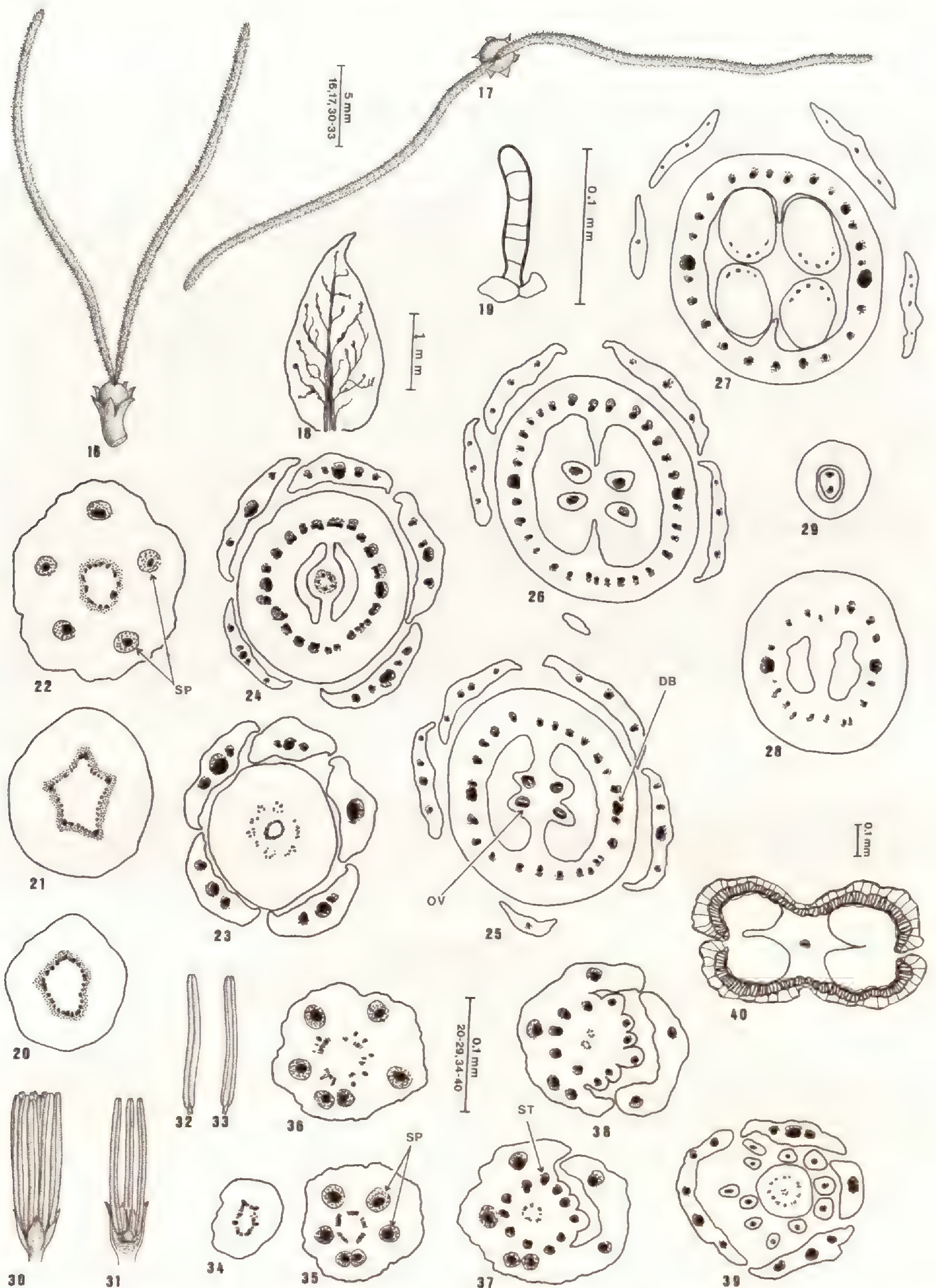


Fig. 4. — Floral morphology and anatomy of **Physena madagascariensis** : **16**, female flower from side; **17**, female flower from above; **18**, sepal showing venation; **19**, sepallary trichome; **20-29**, camera lucida drawings of serial cross sections of the female flower from pedicel (20) to the top of the ovary (29), showing major vascular patterns (blackened and stippled areas); **30**, male flower from side; **31**, male flower from side with some stamens and a sepal removed showing rudimentary gynoecium; **32**, stamen from side; **33**, stamen from side; **34-39**, camera lucida drawing of serial cross sections of the male flower from pedicel (34) to just below the level of the anthers (39), showing major vascular patterns (blackened and stippled areas); **40**, transverse section of anther showing fibrous endothecium and endothecial-like hypodermal cells in the connective. DB, dorsal carpellary bundle; OV, ovular trace; SP, sepallary trace.

traversed by numerous microchannels, appearing on the surface as perforations (Fig. 5, *42, 43, 45*). Supratectal sculpture occurs in the form of small spines or spinules (Fig. 5, *42*). The infrastructure composed of irregular-shaped and widely spaced rods, not all of these extending from tectum to footlayer (Fig. 5, *43, 44*). A moderately thin footlayer present. Endexine forming a very thin, less electron-dense layer not appreciably thicker in the apertural regions. The endexine is lamellate in both the aperture and nonaperture regions (Fig. 5, *43-45*).

FRUIT AND SEED

Fruits stalked, indehiscent, somewhat inflated, single-seeded, with a tough, dry wall that is separated from the seed. Sepals persistent; styles are absent. The epidermis is composed of thick-walled cells upright at right angles to the surface with pointed or curved outer walls. The fruit wall is relatively little-differentiated and parenchymatous, although cells of the outer layers have somewhat thicker, weakly lignified and pitted walls. The innermost region of the wall is lacunate. Numerous vascular bundles traverse the inner pericarp, without accompanying sclerenchyma; small prismatic crystals infrequently scattered throughout the wall.

Seeds exalbuminous at maturity. The embryo is straight and has two cotyledons of unequal size. The mature seed coat ranges between 16-20 cells in thickness, composed of thin-walled cells that become filled with a brown, resinous material. A sclerenchymatous mechanical layer is absent, no distinction between testa and tegmen is evident. At maturity, the outer seed surface is covered with a thick, tightly packed layer of intertwined, multicellular processes that are derived from the epidermal layer of the testa. Individual processes multiseriate and composed of elongate, thin-walled cells.

DISCUSSION

Among dicotyledons, *Physena* represents a particularly puzzling genus with respect to the problem of its phylogenetic relationships. A detailed comparative study of both exomorphic and endomorphic characters of the vegetative and reproductive parts of the genus now permits a more thorough evaluation of its nearest surviving relatives. Since only limited liquid-preserved materials were available for study the total range of anatomical variability could not be determined.

Physena exhibits a suite of reproductive and vegetative characters that appear to negate its inclusion in any existing family. This unusual combination of primitive and more highly evolved features includes exstipulate leaves; unilacunar nodes; arc-shaped petiole bundle; anomocytic stomata; unisexual, apetalous flowers; a bicarpellate, synovarious gynoecium that is partly bilocular and partly monolocular; two long, essentially separate styles; two bitegmic, campylotropous ovules on each axile placenta; variable number of stamens in a single cycle; stamens composed of a long, basifixed anther and short filament; tricolpate, spinulose pollen; and indehiscent fruit, each with a single, essentially exalbuminous seed.

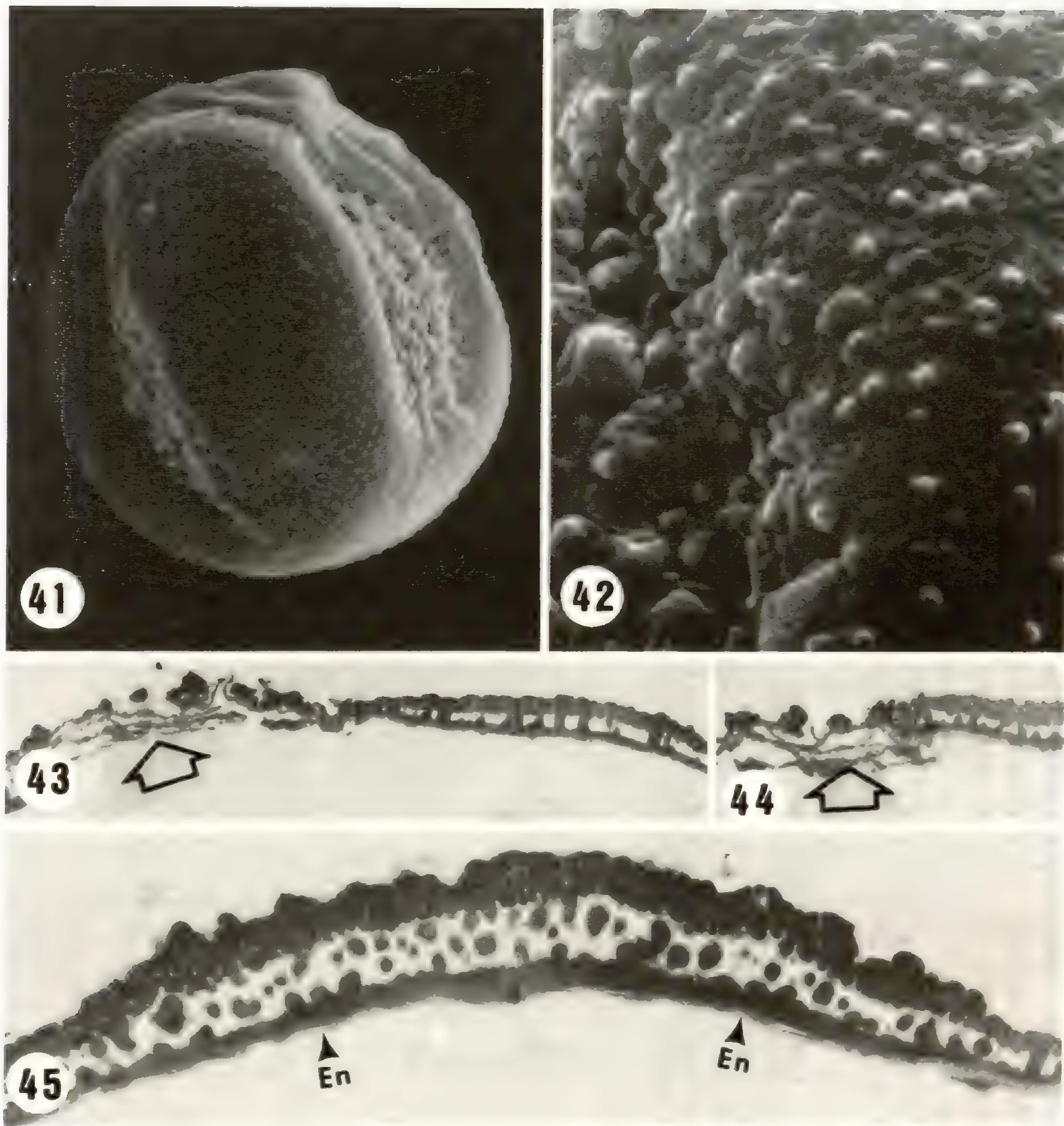


Fig. 5. — Pollen morphology of **Physena sessiliflora** : **41**, equatorial view of tricolpate grain showing wide, granular furrows, SEM × 720 ; **42**, detail of tectum in the vicinity of colpus. Note supratectal spinules and tectal microchannels, SEM × 4700 ; **43**, section of pollen wall including apertural region (arrow). Note tectum is traversed by microchannels, TEM × 3600 ; **44**, section of pollen wall including apertural region (arrow). Note granules on colpus membrane, TEM × 3600 ; **45**, oblique section of pollen wall showing tectal microperforations, columellate infrastructure, footlayer, and very thin endexine (En) that appears lamellate, TEM × 13500.

TABLE 2 : Comparison of vegetative and reproductive characters of **Physena** and putatively related families. − Character state absent; + Character state present in most representatives of the family; (+) Character state present in a few representatives only; +/− Character state variable, present or absent in several taxa; ? Character state unknown. Taxa : Ca = *Capparaceae*; Fl = *Flacourtiaceae*; Pa = *Passifloraceae*; Sa = *Sapindaceae*; St = *Staphyleaceae*; Ur = *Urticaceae*; Ba = *Barbeyaceae*; Ul = *Ulmaceae*; Eu = *Eucommiaceae*; Fa = *Fagaceae*; Gu = *Guttiferae*; Th = *Theaceae*; Bo = *Bonnetiaceae*; As = *Asteropeia*.

Physena	Ca	Fl	Pa	Sa	St	Ur	Ba	Ul	Eu	Fa	Gu	Th	Bo	As
Leaves simple	(+)	+	+	−	−	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leaves alternate	+	+	+	+	(+)	(+)	−	+	+	+	−	+	+	+
Stipules absent	(+)	−	−	+	(+)	(+)	+	−	+	−	+	+	+	+
Anomocytic stomata	+	−	+	+	−	(+)	−	+	+	+	−	(+)	(+)	+?
Unilacunar nodes	+	−	−	−	−	−	+	−	+	−	+	+	+?	+
Venation brochidodromous	−	−	−	−	−	−	+	(+)	+	(+)	+	+	+	+
Bark nonfibrous	+/−	−	−	+	−	−	−	−	?	−	+/−	−	−	−
Vessels solitary	−	(+)	(+)	(+)	+	−	−	−	+	+/−	(+)	+	+	+
Perforation plate simple	+	+	+	+	−	+	+	+	+	+	+	−	+	+
Intervessel pits small (< 7 m), alternate	+	+/−	+/−	+	−	(+)	+	−	+	−	−	−	+	+
Vessel-ray pits similar to above	+	+/−	+/−	+	−	(+)	−	+/−	+	−	−	+/−	−	+
Libriform fibers	+	+	+/−	+	−	+	+	+	−	+	+/−	−	−	+
Fibers nonseptate	+	−	+	−	+/−	+/−	+	+	+	+	+	+	+	+
Tracheids present	−	−	−	−	+	−	−	−	−	+	+/−	(+)	(+)	−
Rays mostly uniseriate (some biseriate)	−	−	−	+	−	−	−	−	−	+/−	−	−	−	+
Rays primitive[1]	−	+	+	−	+	+	−	+/−	−	−	+	+	+	−
Axial parenchyma abundant, aliform or confluent	(+)	−	−	(+)	−	+/−	−	(+)	−	−	−	−	+	+
Inflorescence racemose	+	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	−	−	+	−	−	−	+/−	+
Flowers apetalous	(+)	−	(+)	(+)	−	+	+	+	+	+	−	−	−	−

Table 2 (continued)

Physena	Ca	Fl	Pa	Sa	St	Ur	Ba	Ul	Eu	Fa	Gu	Th	Bo	As
Gynoecium bicarpellate, synovarious	+	(+)	−	−	(+)	−	−	+	+	−	−	(+)	−	−
Styles long, separate	−	(+)	−	−	−	−	−	+	+	+	(+)	(+)	+/−	+/−
Ovules bitegmic	+	+	+	+	+	+	−	+	−	+	+	+	+	+
Ovules campylotropous	+	−	−	(+)	−	−	−	−	−	−	−	(+)	−	−
Placentation axile	−	−	−	+	+	−	−	−	−	+	+	+	+	+
Stamens numerous, free	(+)	(+)	(+)	(+)	−	−	+	(+)	+	+	+	+	+	+
Anther long, basifixed	(+)	+/−	−	−	−	−	+	−	+	−	(+)	+/−	−	−
Endothecial-like connective hypodermis	−	−	−	−	−	−	?	−	+	+	−	−	−	−
Pollen tricolpate	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−	−
Pollen spinulose	+/−	−	−	(+)	−	+	+	+/−	+	(+)	?	(+)	−	+
Pollen columellate	+	+	+	+	+	?	+	+/−	−	+	+	+	?	+
Tectum microperforate	(+)	−	?	(+)	−	?	+/−	+	−	+	?	−	?	−
Fruit indehiscent	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	+	+	+	+	+	+/−	+/−	−	+
Seed exalbuminous	+	−	−	+	−	−	+	+	−	+	+	+	+	+

1. Rays homocellular, typically with square and/or upright cells, or heterocellular, more than 4 rows of upright and/or square cells.

Sources of data : Baretta-Kuipers (1976), Bonsen & Welle (1984), Carlquist & Hoekman (1985), Cronquist (1981), Dickison (1986, 1987), Dickison & Sweitzer (1970), Erdtman (1952), Hickey & Wolfe (1975), Hufford & Endress (1989), Liang & Baas (1990, 1991), Maguire (1972), Mennega & Lanzing-Vinkenborg (1977), Metcalfe & Chalk (1950), Miller (1975), Rowley, Skvarla & Pettitt (1992), Schmid et al. (1984), Schofield (1968), Sinnott (1914), Sweitzer (1971), Tobe & Takahashi (1990), Wolfe (1974, 1989), Zavada & Dilcher (1986).

The wood of *Physena* also shows both primitive and advanced character states. It has exclusively solitary vessels and typically upright or square ray cells suggesting relationships with relatively primitive families, but many more character states point to relationships with more highly evolved families. These more advanced features include simple perforation plates with slightly inclined end walls, small alternate intervascular pits that are the same size and shape as the vessel-ray pits, short tracheary elements, fibers with simple to minutely bordered pits, vascular or vasicentric tracheids, and aliform, confluent and unilateral paratracheal parenchyma.

The following discussion is devoted to the difficult problem of clarifying the relationships of *Physena*. Morphological comparisons are made between *Physena* and putative allies. A family was considered for comparison if it had been previously suggested as a possible close ally by other workers, or if morphological characteristics indicated that the group warranted attention. A summation of available morphological information is presented in Table 2. It must be kept in mind, however, that some possible closely related families may have been overlooked and thus excluded for comparison. An additional problem in comparisons of the type presented is that large families often contain variation in a particular character and some genera in a family may be similar to *Physena* while others are not. Comparative data were obtained from the literature and from original observations.

CAPPARACEAE

In the Englerian system, *Physena* is associated with the genera *Forchhammeria* and *Stixis* to form the tribe *Stixeae* of *Capparaceae* (Pax & Hoffmann, 1936). In addition to general features, the following noteworthy resemblances are found between *Physena* and species of *Capparaceae* : racemes, stamens free in one cycle; a mostly bicarpellate, synovarious gynoecium; campylotropous ovules; seeds with endosperm scanty or absent (endosperm abundant in a few *Capparaceae*); unilacunar nodes; multicellular, nonglandular trichomes; anomocytic stomata; and development of numerous sclereids (stone cells) in the nonfunctional secondary phloem. In addition, it is of significance that *Physena* possesses the capparaceous (and cruciferous) feature of inverted collateral placental bundles.

However, suggestions of a close affinity between *Physena* and *Capparaceae* cannot be supported. *Physena* lacks the characteristic gynophore or androgynophore and occasionally jointed fruit stalks of the *Capparaceae*, and importantly, there is no evidence of myrosin cells. Other important differences between these taxa are sepals mostly 5-9 in *Physena*, perianth only occasionally other than 4-merous in *Capparaceae*; sepals one-trace structures in *Physena*, sepals 3-trace in *Capparaceae*; short stamen filaments in *Physena*, generally long filaments in *Capparaceae*; anthers basifixed in *Physena*, anthers most often dorsifixed in *Capparaceae*; pollen tricolpate in *Physena*, pollen tricolporate in *Capparaceae*; axile placentation in *Physena*, mostly parietal placentation in *Capparaceae*; ovules few in *Physena*, ovules mostly numerous in *Capparaceae*; styles long and mostly separate in *Physena*, styles united or short, sessile or lacking in *Capparaceae*; and floral nectary absent in *Physena*, nectary present in *Capparaceae*. Also, few *Capparaceae* are apetalous and unisexual. Although the partly bilocular and partly unilocular condition of the *Physena* gynoecium also occurs in a few capparaceous genera (*Oceanopapaver*, *Crateva*), in the latter, the gynoecium is initially unilocular, becoming

bilocular by fusion of placental protrusions. In contrast, the ovary of *Physena* has presumably more primitive axile placentation and is bilocular at the base and apex, becoming unilocular at midlevel. Furthermore, evidence from wood anatomy does not support a close alliance between *Capparaceae* and *Physena*. Capparaceous woods differ noticeably from *Physena* in vessel distribution, ray histology, and distribution of axial parenchyma.

FLACOURTIACEAE AND PASSIFLORACEAE

Available evidences exclude *Physena* from a position in, or in close proximity to, either *Flacourtiaceae* or *Passifloraceae*. *Physena* lacks the mostly parietal placentation, non-campylotropous ovules, trilacunar nodes, stipulate leaves, tricolporate pollen, and albuminous seeds of these families. Mature stomata of *Flacourtiaceae* are paracytic or anisocytic. The wood of *Flacourtiaceae* is relatively heterogeneous, but the combination of septate fibers, lack of axial parenchyma, and heterocellular rays with many rows of upright cells delimits the family. These characters are not present in *Physena*. Hutchinson (1967) cited a personal communication from C. R. Metcalfe that read "on balance the (anatomical) characters indicate that *Physena* should be in *Passifloraceae*". We do not concur with this opinion. *Passifloraceae* typically do not have exclusively solitary vessels, short tracheary elements, and paratracheal parenchyma. The one passifloraceous genus with exclusively solitary vessels, *Soyauxia*, also has scalariform perforation plates and opposite intervascular pitting.

SAPINDALES

Capuron (1968) pointed out apparent similarities in seed morphology between *Physena* and certain *Sapindaceae*. According to Takhtajan (1987), Sapindales are composed of 12 families including *Physenaceae*. Comparative morphology and anatomy is not in harmony with this view.

Sapindaceae, the largest family of the order, are structurally homogeneous, typically having small vessels with radial multiples in a diffuse pattern; simple perforation plates; small alternate intervascular pits the same size as the vessel-ray pits; scanty to vasicentric paratracheal parenchyma; uniseriate homocellular rays; and septate fibers with simple pits. This combination of characters does not relate it to *Physena*. Other families in Sapindales also differ wood anatomically from *Physena*.

Furthermore, sapindalean families have a predominantly trilacunar nodal anatomy in contrast to the unilacunar structure of *Physena*. Pollen of the Sapindales is fundamentally of the reticulate, tricolporate (or derived) type. In our opinion, the few similarities in reproductive morphology are mostly superficial.

HAMAMELIDIDAE

Cronquist (1988) concluded that *Physena* fully merits familial status and, emphasizing its reduced flowers and long, latrorse anthers, tentatively assigned it a position in his concept of

Hamamelidae (Urticales), which includes *Moraceae* (sensu lato), *Ulmaceae, Urticaceae, Cannabaceae*, and *Barbeyaceae*. As noted by CRONQUIST, however, *Physena* differs from this assemblage in their exstipulate leaves, axillary racemes, and ovary structure with two ovules. The occurrences of cystoliths and pseudomonomerous gynoecia among urticalean families are not matched in *Physena*. The brochidodromous leaf venation of *Physena* also differs from the actinodromous venation or straight craspedodromous secondary veins typical of various hamamelidid grade taxa.

With the exception of the problematic *Barbeyaceae*, the wood of Urticales generally has large vessels that are often solitary, but never exclusively solitary; simple perforation plates; large alternate intervascular pits that are generally larger than the vessel-ray pits; wide hetero- to homocellular rays; various types of paratracheal parenchyma; and fibers with simple pits that are often septate. These characters do not support a particularly close relationship with *Physena*. Also, nodes of hamamelidid taxa are mostly tri- or multilacunar.

Barbeyaceae, a monotypic family of uncertain affinities, resembles *Physena* anatomically in a number of aspects of xylem structure and the possession of unilacunar nodal anatomy. However, the gynoecium of *Barbeyaceae* is uni-(tri-) carpellate, sepals are enlarged in the fruiting stage, and the pollen wall possesses a granular layer and sculpturing is rugulate (TOBE & TAKAHASHI, 1990). These are features absent from *Physena*.

As a result of a general overall resemblance in aspects of gross floral morphology between *Physena* and *Eucommiaceae*, such as unisexual flowers that are devoid of perianth and staminate flowers having 5-12 stamens with very short filaments and long anthers, direct comparisons were made of all organs and tissues of these two families. *Eucommia*, the only genus in *Eucommiaceae*, and *Physena* have similar vessels (exclusively solitary vessels with similar lengths and diameters, simple perforation plates, and small alternate intervascular pits the same size as the vessel-ray pits). The only difference is the presence of helical thickenings in *Eucommia* that is a reflection of its temperate habitat. The other tissue types are not similar. Unlike *Physena*, the fibers of *Eucommia* have conspicuous bordered pits, ray are homocellular, 2-3 cells wide, with distinctly procumbent cells, and axial parenchyma is apotracheal diffuse and marginal.

Although nodal anatomy of *Eucommia* is unilacunar, its unilocular ovary, pendulous, anatropous, unitegmic ovules, and embryo embedded in copious endosperm document that the affinities between *Physenaceae* and *Eucommiaceae* are very distant. It has been pointed out recently that *Eucommia* has spinulose, tricolporate pollen, making the genus highly anomalous in the *Hamamelididae*. However, note that the brochidodromous leaf venation of *Eucommia*, and *Physena*, is more like members of Theales (WOLFE, 1989).

Despite the previously discussed comparisons, stamen and pollen characteristics lend evidence to corroborate the view that *Physena* has putative hamamelidid connections. HUFFORD & ENDRESS (1989) concluded that the presence of an endothecial-like connective hypodermis in the stamens is an important unifying feature of potential phylogenetic importance among " lower Hamamelididae ". This condition, that also occurs in *Physena* and presumably facilitates the opening of the anther, is present in all members of the " lower Hamamelididae " except *Disanthus* (*Hamamelidaceae*). Both *Eucommia* and *Daphniphyllum* also possess an endothecial-like connective hypodermis, suggesting that they, like *Physena*, have retained what is probably a plesiomorphic feature of *Hamamelididae* ancestry (HUFFORD & ENDRESS, 1989). This feature is absent among Urticales.

Lower hamamelid grade taxa have stamens with basifixed anthers and branched stomia which lead to valvate dehiscence (HUFFORD & ENDRESS, 1989); whereas the "higher hamamelids" tend to share the derived stamen attributes of sub-basifixed or dorsifixed anthers with unbranched stomia that lead to "linear" dehiscence. The pollen of lower hamamelids is basically tricolpate, whereas the derived tricolporate condition characterizes the higher families. The presence of a tricolpate pollen aperture condition in combination with the presumably derived features of sculpturing composed of spinules, a tectum traversed by microperforations, and a columellate or columellate-granular infrastructure, represents a suite of characteristics that are unique to the *Hamamelididae* (ZAVADA & DILCHER, 1986). The occurrence of these stamen and pollen features in *Physena* are of considerable taxonomic importance and serve to link the genus with the *Hamamelididae*, although they do not convincingly relate it to any particular family or group of families. The transitional aspect of *Physena* is evidenced by the possession of basifixed anthers with an endothecial-like connective hypodermis and linear dehiscence coupled with a primitive tricolpate, prolate-spheroidal pollen condition that is associated with an advanced tectum traversed by small microchannels and covered with spinulose sculpturing.

THEALES

Because ERDTMAN (1952) pointed out similarities between the spinuliferous pollen of *Physena* and the thealean genus *Asteropeia*, attention has been directed to the Theales as putative surviving relatives. *Physena* approaches many members of the thealean alliance in the imbricate, aposepalous calyx; retention of many free, or essentially free, stamens; syncarpous ovary with few ovules on each of the axile placentae; essentially distinct styles; exstipulate leaves; secondary leaf venation brochidodromous; and unilacunar nodes. In Theales, endosperm varies from abundant to scanty or none and, like *Physena*, seeds are often arillate. In *Theaceae*, each sepal is vascularized by a single trace as in *Physena*. *Physena* deviates markedly from the typical theoid condition in the absence of petals, the presence of tricolpate, spinulose pollen as opposed to tricolporate, reticulate or derived types of pollen, and in the partly monoloculate and partly biloculate ovary. Stamen fascicle bundles, tenuinucellate ovules, and diffuse foliar sclereids, characteristics of many thealean plants are absent from *Physena*.

The secondary xylem of many theoid grade taxa is at a conspicuously more primitive level of structural specialization as compared with *Physena*, seemingly negating any close relationships between the two groups. The more advanced xylems of other theoid families, such as *Pellicieraceae* and *Clusiaceae* (*Guttiferae*), are in some instances more comparable to *Physena*, although no close affinity is apparent.

In contrast, the thealean family *Bonnetiaceae*, considered by most phylogenists to be related to *Clusiaceae* (MAGUIRE, 1972; TAKHTAJAN, 1987) shows strong wood anatomical similarities with *Physena*. Following an examination of wood anatomy, BARETTA-KUIPERS (1976) found that *Bonnetiaceae* (excluding *Kielmeyera*) is intermediate between *Theaceae* and *Clusiaceae* (*Guttiferae*). The wood of *Physena* and *Bonnetiaceae* is closely comparable. The vessels are mostly exclusively solitary with small intervascular pits, and the perforation plates are simple and transverse in both. The difference in vessel morphology is the vessel element

length and vessel-ray pits. In *Physena*, the vessel elements are short and the vessel-ray pits are horizontal to vertical. In *Bonnetiaceae*, the rays are exclusively uniseriate or mostly 2-5 cells wide and heterocellular with several rows of upright/square cells that compare closely with the rays of *Physena*. The axial parenchyma in both are similar, that is, paratracheal (generally scanty in *Bonnetiaceae* and aliform to confluent in *Physena*) and unilateral paratracheal. The fibrous elements in *Bonnetiaceae* are septate or nonseptate, long to medium length, with simple or conspicuous bordered pits, and with or without vasicentric tracheids. *Physena* has short nonseptate fibers with simple to minutely bordered pits. These similarities in wood structure suggest that *Physena* may be somewhat related to *Bonnetiaceae*. The same general combination of wood features also occurs in the monotypic theaceous family *Medusagynaceae* (DICKISON, 1990).

The wood anatomy of the small genus *Asteropeia* (*Theaceae* or *Asteropeiaceae*) and *Physena* (both Madagascan endemics) also provides useful comparisons. Both have similar vessels, rays, fibers, and axial parenchyma types and distributions. Both have small alternate intervascular pits with vessel-ray pits similar in size and shape. A notable difference is the uniseriate homocellular rays composed entirely of procumbent cells in *Asteropeia* versus the uniseriate homocellular to heterocellular rays composed mostly of upright or square cells in *Physena*.

CONCLUSIONS

The anatomical and morphological results presented here fully justify the exclusion of *Physena* from existing families and the establishment of the monogeneric *Physenaceae* as initially suggested by TAKHTAJAN. This conclusion has been reached with the understanding that the multiplication of small families should be recommended only after careful consideration. Our results show that *Physena* is characterized by a unique combination of primitive and advanced character states that appear to occur in no other family. In general, certain aspects of *Physena* reproductive morphology, such as pollen morphology, stamen structure including the presence of an endothecial-like connective hypodermis, and specializations correlated with presumed wind pollination, are reminiscent of various taxa often assigned to the *Hamamelididae*. These features support the view that the *Physenaceae* are an isolated Southern Hemisphere family within the *Hamamelididae* that have no obvious single category of close surviving relatives. On the other hand, vegetative anatomy is comparable with certain structurally advanced elements of the thealean complex. The fact that *Physena* shows ambiguous connections to families assigned to both hamamelid and theoid lines emphasizes the complex patterns of relationships that appear to exist and the difficulties of treating such apparently isolated relics.

The present study points out the limitations of morphological and anatomical data when dealing with unusually difficult systematic problems. However, it is equally clear that a broad base of reliable structural evidence cannot be ignored in the search for the relatives of *Physena* and in the reconstruction of phylogeny. Anatomical evidence adds to the summation of evidences that will eventually fully clarify the phylogenetic affinities of *Physena* by the

identification of a convincing outgroup and subsequent cladistic analysis. Clearly, the observations presented here need to be supplemented by additional evidence in order to ultimately resolve this challenging taxonomic problem.

ACKNOWLEDGEMENTS : We thank PH. MORAT and A. LE THOMAS, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National D'Histoire Naturelle (Paris), and George E. SCHATZ, Missouri Botanical Garden (St. Louis) for providing material of *Physena*. The assistance of Barbara F. PALSER (New Brunswick) is also acknowledged with appreciation. This research was partially supported by a grant from the University Research Council, The University of North Carolina at Chapel Hill. This article was written and prepared by U.S. Government employees on official time, and it is therefore in the public domain and not subject to copyright.

LITERATURE CITED

ARNOTT, H. T., 1959. — Leaf clearings. *Turtox News* 37 : 192-194.

BARETTA-KUIPERS, T., 1976. — Comparative wood anatomy of *Bonnetiaceae, Theaceae* and *Guttiferae*. *Leiden Bot. Series* 3 : 76-101.

BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., 1862. — *Genera Plantarum*, Volume I. L. Reeve & Co., London.

BONSEN, K. J. & TER WELLE, B. J. H., 1984. — Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae*. *Bot. Jahrb. Syst.* 105 : 49-71.

CARLQUIST, S. & HOEKMAN, D. A., 1985. — Wood anatomy of *Staphyleaceae* : ecology, statistical correlations, and systematics. *Flora* 177 : 195-216.

CAPURON, R., 1968. — Sur le genre *Physena* Noronh. ex Thouars. *Adansonia*, sér. 2, 8 : 355-357.

CRONQUIST, A., 1988. — *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, 2nd edition. The New York Botanical Garden, New York.

DICKISON, W. C., 1986. — Floral morphology and anatomy of *Staphyleaceae*. *Bot. Gaz.* 147 : 312-326.

DICKISON, W. C., 1987. — Leaf and nodal anatomy and systematics of *Staphyleaceae*. *Bot. Gaz.* 148 : 475-489.

DICKISON, W. C., 1990. — The morphology and relationships of *Medusagyne* (*Medusagynaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 171 : 27-55.

DICKISON, W. C. & SWEITZER, E. M., 1970. — The morphology and relationships of *Barbeya oleoides*. *Amer. J. Bot.* 57 : 468-476.

ERDTMAN, G., 1952. — *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. Angiosperms. Almqvist & Wiksell, Stockholm.

ERDTMAN, G., 1960. — The acetolysis method. A revised description. *Sven. Bot. Tidskr.* 54 : 561-564.

HICKEY, L. J. & WOLFE, J. A., 1975. — The bases of angiosperm phylogeny : vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 538-589.

HUFFORD, L. D. & ENDRESS, P. K., 1989. — The diversity of anther structures and dehiscence patterns among *Hamamelididae*. *Bot. J. Linnean Soc.* 99 : 301-346.

HUTCHINSON, J., 1967. — *The Genera of Flowering Plants*, Volume II. Dicotyledons. Oxford, The Clarendon Press.

JOHANSEN, D. A., 1940. — *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York.

LIANG, D. & BAAS, P., 1990. — Wood anatomy of trees and shrubs of China II. *Theaceae*. *IAWA Bull. n.s.* 11 : 337-378.

LIANG, D. & BAAS, P., 1991. — The wood anatomy of *Theaceae*. *IAWA Bull. n.s.* 12 : 333-353.

MAGUIRE, B., 1972. — *Bonnetiaceae*. *In* The Botany of the Guyana Highland 9. *Mem. New York Bot. Gard.* 23 : 131-165.

MENNEGA, A. M. W. & LANZING-VINKENBORG, M., 1977. — On the wood anatomy of the tribe "*Olmedieae*" (*Moraceae*) and the position of the genus *Olmedia* R. & P. *Acta Bot. Neerl.* 26 : 1-27.

METCALFE, C, R. & CHALK, L., 1950. — *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.

MILLER, R. B., 1975. — Systematic anatomy of the xylem and comments on the relationships of *Flacourtiaceae*. *J. Arnold Arbor.* 56 : 20-102.

PAX, F. & HOFFMANN, K., 1936. — *Capparidaceae*. Pp. 146-223 *in* A. ENGLER & K. PRANTL (editors), *Die naturlichen Pflanzenfamilien*. Bd. 17b. W. Engelmann, Leipzig.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1946. — *Flacourtiaceae*. *In* H. HUMBERT (editor), *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 140, Tananarive.

ROWLEY, J. R., SKVARLA, J. J. & PETTITT, J. M., 1992. — Pollen wall development in *Eucommia ulmoides* (*Eucommiaceae*). *Rev. Paleobot. Palynol.* 70 : 297-323.

SCHMID, R., CARLQUIST, S., HUFFORD, L. & WEBSTER, G. L., 1984. — Systematic anatomy of *Oceanopapaver*, a monotypic genus of the *Capparaceae* from New Caledonia. *Bot. J. Linn. Soc.* 89 : 119-152.

SCHOFIELD, E. K., 1968. — Petiole anatomy of the *Guttiferae* and related families. *Mem. N.Y. Bot. Gard.* 18 : 1-55.

SINNOTT, E. W., 1914. — Investigations on the phylogeny of the angiosperms. 1. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. *Amer. J. Bot.* 1 : 303-322.

STERN, W. L., 1988. — *Index Xylariorum* : Institutional Wood Collections of the World, 3rd rev. edition. Rijksherbarium, Leiden.

SWEITZER, E. M., 1971. — Comparative anatomy of *Ulmaceae*. *J. Arnold Arbor.* 52 : 523-585.

TAKHTAJAN, A., 1987. — *Systema Magnoliophytorum*. Officina editorial "Nauka", Leningrad.

THORNE, R. F., 1976. — A phylogenetic classification of the *Angiospermae*. Pp. 35-106 *in* M. K. HECHT, W. C. STEERE & B. WALLACE (editors), *Evolutionary Biology* 9. Plenum Press, New York & London.

THORNE, R. F., 1983. — Proposed new realignments in the angiosperms. *Nordic J. Bot.* 3 : 85-117.

THORNE, R. F., 1992. — An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13 : 365-389.

TOBE, H. & TAKAHASHI, M., 1990. — Trichome and pollen morphology of *Barbeya* (*Barbeyaceae*). *Taxon* 39 : 561-567.

WILLIS, J. C., 1973. — *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*, 8th edition. (Revised by H. K. Airy Shaw). Cambridge, England.

WOLFE, J. A., 1974. — Fossil forms of *Amentiferae*. *Brittonia* 25 : 334-355.

WOLFE, J. A., 1989. — Leaf-architectural analysis of the *Hamamelididae*. Pp. 75-104 *in* P. R. CRANE & S. BLACKMORE (editors), *Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae*, Vol. 1 : *Introduction and "Lower" Hamamelidae*. Systematics Assoc. Special Vol. 40A. Clarendon Press, Oxford.

ZAVADA, M. S. & DILCHER, D. L., 1986. — Comparative pollen morphology and its relationship to phylogeny of pollen in the *Hamamelidae*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 73 : 348-381.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, nos 1-4 : 107-146.

Etude floristique et phytogéographique de la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie

T. Jaffré, Ph. Morat & J.-M. Veillon

Résumé : La forêt sclérophylle de la Nouvelle-Calédonie qui recouvrait jadis presque toute la côte Ouest entre 0 et 300 m d'altitude sur des substrats variés n'est plus représentée aujourd'hui que par quelques fragments isolés d'une surface totale de 350 km². Sa flore phanérogamique comprend 379 espèces réparties en 227 genres et 83 familles. Avec 59 % d'endémisme spécifique et 59 espèces seulement qui lui sont propres, la flore de la forêt sclérophylle apparaît nettement moins originale que celle de la forêt dense ou des maquis, ce qui est confirmé par l'absence ou la rareté de certains groupes taxonomiques bien représentés ailleurs. La répartition des genres en 12 types de distribution géographique (des endémiques aux pantropicaux) montre que les éléments à large répartition sont les plus abondants. Les affinités floristiques de cette formation sont dominantes avec l'Australie. La Malésie ou la Nouvelle-Guinée viennent en deuxième position selon les méthodes d'analyses utilisées. D'origine relativement récente, la forêt sclérophylle apparaît constituée majoritairement d'apports floristiques finitertiaires et quaternaires venus se superposer à quelques rares éléments anciens ante-éocènes ayant survécu au recouvrement péridotitique généralisé de la Nouvelle-Calédonie.

Summary : The sclerophyll forest of New Caledonia, which covered formerly nearly all of the West coast up to 300 m above sea level on various substrata, is nowadays only represented by some isolated fragments totalling 350 km². Its phanerogamic flora comprises 379 species in 227 genera and 83 families. With 59 % endemics at the species level, and only 59 species restricted to it, the flora of the sclerophyll forest appears less peculiar than that of the rainforest or maquis, which is confirmed by the absence or rarity of certain taxonomic groups well represented elsewhere. The arrangement of the genera into 12 types of geographical distribution (from endemic to pantropical) shows that the elements with a wide distribution range are most abundant. The floristic affinities of this formation are mainly with Australia. Malesia or New Guinea come to second position under the analytical methods used. Of relatively recent origin, the sclerophyll forest appears to contain largely latetertiary and quaternary elements superimposed on some rare ancient pre-eocene elements that have survived the generalised peridotitic covering of New Caledonia.

Tanguy Jaffré et Jean-Marie Veillon, Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.
Philippe Morat, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

INTRODUCTION

Le terme de forêt sclérophylle a été appliqué pour la première fois à une formation végétale de Nouvelle-Calédonie par MORAT et al. (1981).

Les auteurs désignent par ce terme l'ensemble des formations forestières intactes ou plus ou moins dégradées qui se développent à des altitudes inférieures à 300 m sur le versant occidental de la Grande Terre. Jadis beaucoup plus étendues, elles ont considérablement régressé du fait des activités agricoles et n'occupent de nos jours qu'environ 350 km² (Fig. 1).

Le but du présent travail, qui concerne essentiellement la forêt sclérophylle peu secondarisée (forêt sclérophylle « sensu stricto » et forêt sclérophylle clairiérée (JAFFRÉ & VEILLON, 1991), est de la caractériser sur les plans floristique et phytogéographique, de comparer sa flore à celles des autres formations autochtones étudiées précédemment : forêt dense humide (MORAT et al., 1984) et maquis miniers (MORAT et al., 1986), ainsi qu'à la flore autochtone des formations secondaires.

LES CONDITIONS DE MILIEUX

I. LES CONDITIONS CLIMATIQUES

Les forêts étudiées se situent dans des secteurs recevant des précipitations annuelles moyennes inférieures à 1200 mm, très couramment en dessous de 1000 mm et épisodiquement de moins de 800 mm (Tableau 1). La saison sèche qui s'étend le plus souvent de septembre à novembre devient particulièrement longue et sévère lorsque les zones des basses pressions équatoriales qui apportent de l'air humide et des précipitations violentes en période estivale (décembre à mars) n'atteignent pas la Nouvelle-Calédonie. Ainsi entre début juillet 1972 et fin juin 1973, soit sur une durée de 12 mois n'a-t-il été enregistré dans les stations météorologiques le long de la côte Ouest de la Grande Terre que 484 mm à Tontouta, 271 mm à Bouloupari, 484 mm à La Foa, 285 mm à Bourail, 168 mm à Népoui, 234 mm à Ouaco et 378 mm à Koumac (DANLOUX, 1987).

Les températures moyennes annuelles à basse altitude sur la côte Ouest sont de l'ordre de 23° C ; les températures moyennes mensuelles varient de 26° C environ pour le mois de février à 20° C environ pour le mois d'août. Les minima journaliers en saison fraîche (juin à août) sont de 12 à 15° C et les maxima en saison chaude (décembre à mars) de 31 à 34° C.

II. LES CONDITIONS ÉDAPHIQUES

La forêt sclérophylle définie dans la présente étude se développe principalement sur roches sédimentaires (phtanites, grès, flyschs, calcaires) ou plus rarement sur basaltes d'âge crétacé où elle a été presque complètement remplacée par la savane herbeuse. Elle est exclue des roches ultramafiques dont les formations végétales de basse altitude sont rattachées aux maquis sensu

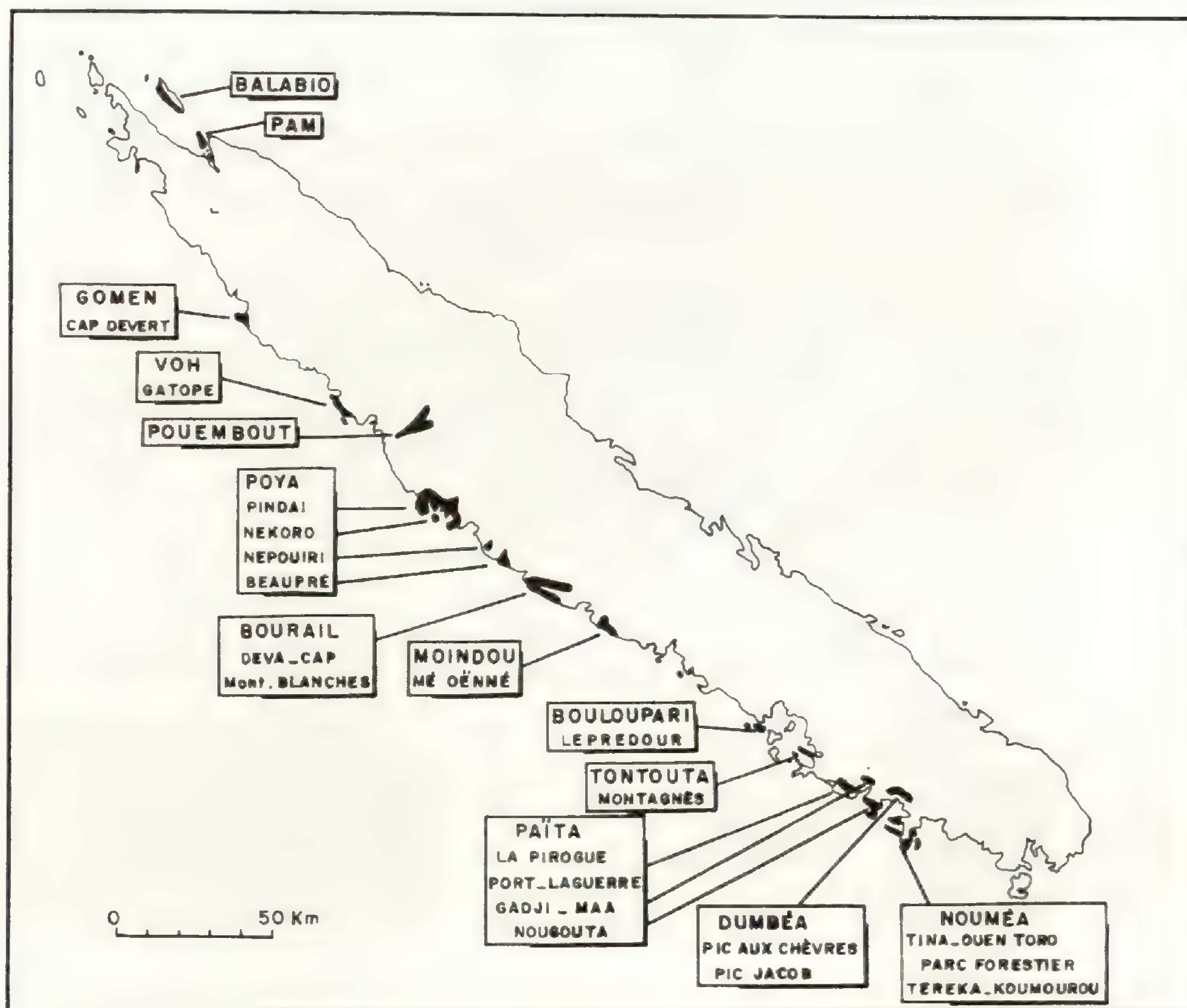


Fig. 1. — Répartition actuelle de la forêt sclérophylle en Nouvelle-Calédonie.

lato (JAFFRÉ, 1980; MORAT et al., 1986) en raison de l'influence prépondérante du substrat édaphique sur la composition floristique.

Toutefois la forêt sclérophylle occupe aussi des sols qui, bien que reposant sur un substrat géologique calcaire, peuvent être recouverts d'alluvions anciennes d'origine ultramafique (forêt de Pindaï). Dans d'autres cas, en contrebas de massifs miniers, ils sont enrichis en magnésium (forêt de Pouembout). Dans ces deux conditions, les caractéristiques des apports ultramafiques ne masquent pas celles du substrat géologique qui enrichit le sol en phosphore et en calcium, deux éléments qui font défaut dans les matériaux d'origine ultramafique.

Les sols des forêts sclérophylles varient en fonction de la nature minérale de la roche mère. Les sols sur calcaires fortement saturés en bases, à pH élevé, sont les plus fréquents. Les sols fortement désaturés à pH < 5 associés aux phtanites sont moins fréquents. Le complexe d'échange des différents sols est marqué par une prédominance en calcium suivi du magnésium. Le potassium et le phosphore sont en général moyennement à faiblement représenté.

TABLEAU 1 : Pluviométrie de différentes stations météorologiques de la côte ouest de la Nouvelle-Calédonie (d'après DANLOUX, 1987).

Stations (période d'observations)	Nbre d'années d'observations	Précipitations annuelles * (mm)			Nbre d'années (et % d'observation) en dessous d'un seuil de précipitation		
		moyenne (écart type)	maxima	minima	< 800 mm	< 1 000 mm	< 1 300 mm
Nouméa (1951-1987)	37	1038 (244)	1587	633	6 (6,2)	13 (35,1)	33 (89,2)
Païta (1951-1987)	37	1165 (311)	1987	555	3 (8,1)	13 (35,1)	27 (73,0)
Tontouta (1949-1987)	39	973 (301)	1754	527	10 (25,6)	25 (64,1)	36 (76,9)
Bouloupari (1956-1986)	31	921 (327)	1794	426	13 (41,9)	23 (74,2)	27 (87,1)
La Foa (1951-1987)	37	1170 (354)	2056	555	4 (10,8)	13 (35,1)	24 (64,9)
Bourail (1965-1987)	22	1031 (320)	1959	437	4 (18,2)	13 (59,1)	18 (81,8)
Népoui (1970-1987)	18	833 (216)	1242	386	8 (44,4)	14 (77,8)	18 (100)
Pouembout (1961-1987)	26	960 (316)	1862	511	10 (38,5)	15 (57,7)	23 (88,5)
Ouaco (1952-1987)	36	781 (247)	1547	284	16 (44,4)	30 (83,3)	35 (97,2)
Koumac (1951-1987)	37	989 (323)	1819	507	12 (32,4)	21 (56,8)	32 (86,5)

* Année pluviométrique : novembre à octobre de l'année suivante.

Le caractère sclérophylle de cette forêt n'est pas, comme pour les maquis miniers, lié aux conditions de nutrition minérale (carence en phosphore et en azote) mais au seul déficit hydrique, ce qui explique que cette formation puisse aussi être qualifiée de forêt sèche.

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA FORÊT SCLÉROPHYLLE

La forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie appartient aux forêts sempervirentes tropicales et subtropicales de la classification de l'UNESCO (1973). Comme quelques arbres de la strate dominante (*Terminalia, Diospyros*) perdent simultanément leurs feuilles en période sèche, cette forêt possède manifestement, dans les cas où ces genres sont prédominants, un caractère de forêt semi-décidue.

Dans son ouvrage sur la végétation de la Nouvelle-Calédonie, VIROT (1956) assimile la forêt étudiée ici à un ensemble qu'il appelle « Forêts littorales climaciques » ou encore « Bois des collines littorales ». Cet ensemble englobe aussi les forêts denses des Iles Loyauté qui doivent en fait être rattachées aux forêts denses humides sempervirentes, dont elles constituent un faciès particulier sur calcaire (MORAT et al., 1981).

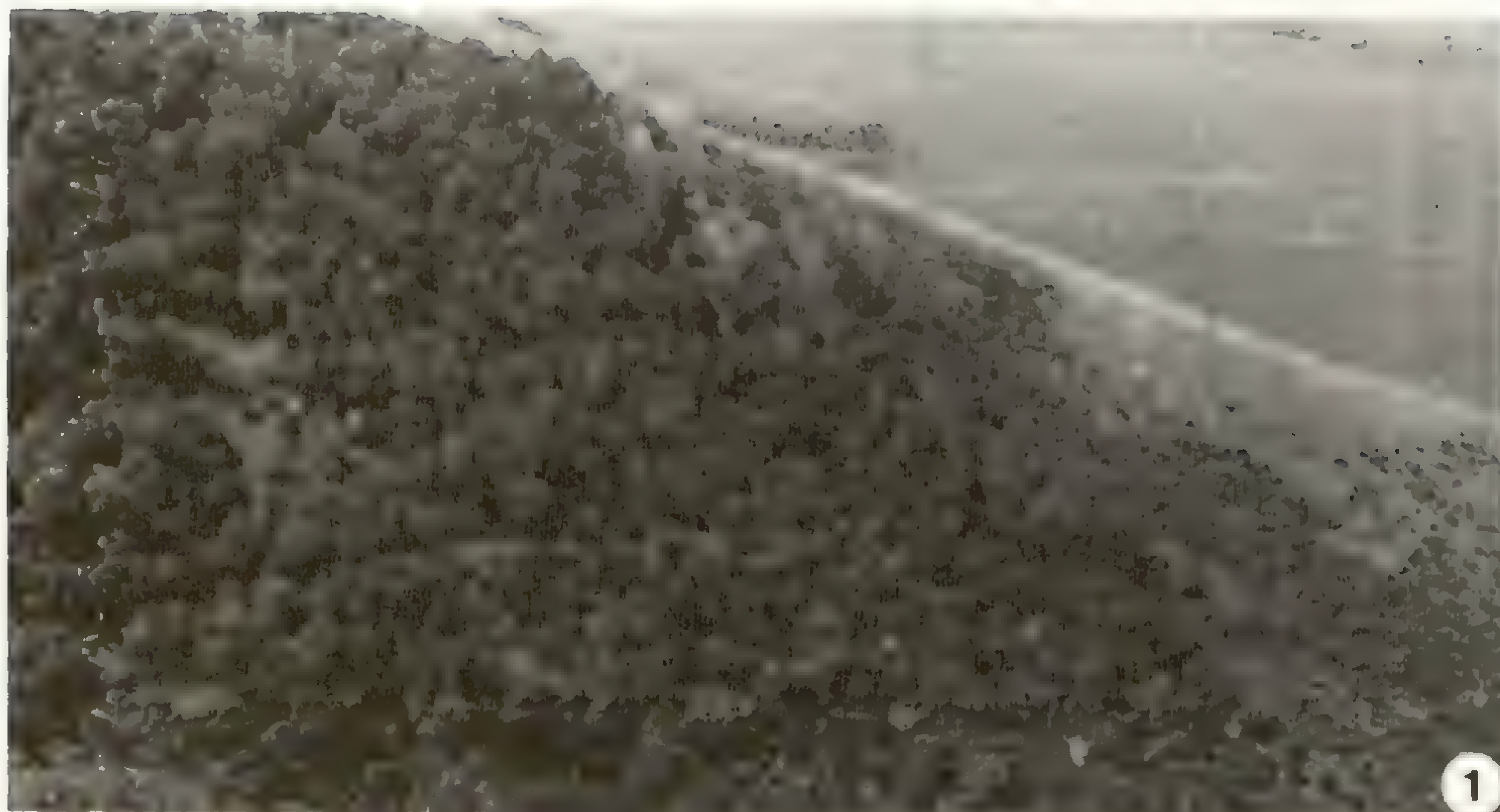






Fig. 2. — **1**, reste de forêt sclérophylle sur le versant ouest (Païta : Mt. Maa, 200 m) ; **2**, forêt sclérophylle à *Terminalia cherrieri* et *Bothriochloa pertusa*, 5 ans après défrichement (Baupré) ; **3**, sous-bois de forêt sclérophylle à *Phyllanthus unifoliatus* (Pindaï).

La forêt sclérophylle est une formation fermée dont le couvert ne laisse filtrer qu'assez peu de lumière jusqu'au sol. La strate arborescente est plus lâche que celle de la forêt dense humide mais le sous-bois est en général plus dense. Les arbres de la strate supérieure, discontinue, ne dépassent pas 15 m de hauteur en moyenne et leur diamètre n'excède guère 40 cm. Parmi les espèces de cette strate qui varient d'une région à l'autre on citera : *Arytera chartacea, A. collina, Cupaniopsis globosa, Diospyros fasciculosa, Drypetes deplanchei, Dysoxylum bijugum, Homalium deplanchei, Planchonella cinerea, Sarcomelicope leiocarpa, Euroschinus obtusifolius, Ficus spp., Vitex sp., Terminalia spp.*).

Les arbustes, disposés sans stratification nette, s'étagent du sol à la hauteur des frondaisons des espèces arborescentes et donne au sous-bois une allure de fourré qui peut être plus ou moins dense. Les espèces arbustives les plus abondantes appartiennent aux genres *Eugenia, Austromyrtus, Cleidion* (*C. peltatum*), etc. Les lianes très nombreuses sont représentées par les genres *Alyxia, Capparis, Geinotoplesium, Hypserpa, Melodinus, Smilax, Ventilago...*

Les espèces herbacées réparties en taches comprennent des Graminées (*Oplismenus compositus, Ancistrachne numaeensis, Aristida novaecaledoniae...*), des Cypéracées (*Fimbristylis, Scleria...*) et différentes fougères comprenant plusieurs espèces des genres *Adiantum, Asplenium, Pteris, Selaginella...* ainsi que *Cionidium*, genre endémique monospécifique.

Dans les vallons, sur les pentes à éboulis et au bord des cours d'eau temporaires, la végétation bénéficie de meilleures conditions d'alimentation hydrique : les arbres (*Aleurites moluccana*[1], *Mammea neurophylla, Olea paniculata, Syzygium densiflorum*) dépassent 20 m et leurs cimes jointives laissent filtrer si peu de lumière qu'elles s'opposent au développement de la strate arbustive. On passe dans ce cas à une forêt sclérophylle à caractère mésophile qui pourrait représenter une forme de transition vers la forêt dense humide de basse et moyenne altitudes.

A proximité de la zone littorale exposée aux vents violents, on observe une diminution de la taille des arbres donnant une forêt basse qui prend parfois l'aspect d'un fourré.

La forêt sclérophylle occupait jadis des surfaces plus importantes. Elle a régressé sous l'action des feux et des défrichements et a été très largement remplacée par des pâturages extensifs. Elle n'est plus actuellement représentée que par des fragments isolés, de taille réduite, séparés par des formations secondaires (savanes et fourrés divers).

LA FLORE ET SES AFFINITÉS PHYTOGÉOGRAPHIQUES

I. MÉTHODES D'ÉTUDE

1. Les espèces de la forêt sclérophylle

Au vu de nos connaissances actuelles sur la flore, comme pour les deux études antérieures consacrées aux formations autochtones de Nouvelle-Calédonie — les forêts denses humides (Morat et al., 1984) et les maquis sur roches ultramafiques (Morat et al., 1986) — seules ont

1. Cette espèce dont l'indigénat a parfois été mis en doute est considérée ici comme autochtone.

été retenues les phanérogames autochtones considérées comme appartenant au cortège floristique de la forêt sclérophylle non perturbée par l'action anthropique. Ainsi ont été éliminées toutes les espèces pénétrant de manière fortuite, temporaire ou répétée, à la faveur de l'action de l'homme ou des animaux (bovins, cerfs).

Si le tri des espèces arborescentes ou arbustives ne soulève pas de difficultés majeures, celui des espèces herbacées ou sub-ligneuses appartenant aux Graminées, Cypéracées et Composées s'est révélé plus délicat. Elles sont ici représentées par de nombreuses espèces communes arrivant à s'implanter de manière répétée et souvent durablement, soit par la pénétration du bétail, soit au bénéfice d'ouvertures dans les zones de transition entre la forêt sclérophylle formée d'îlots de surfaces restreintes et ses formations de substitution : la savane et le fourré secondaire. Pour ces trois familles, nous avons convenu de ne retenir que les espèces aptes à se développer et se reproduire normalement sous ombrage modéré et donc susceptibles d'appartenir au cortège floristique du sous-bois.

La liste des espèces retenues est donnée en Annexe I. Pour chacune d'entre elles est indiquée son appartenance éventuelle au cortège floristique de la forêt dense humide (F), des maquis miniers (M), des formations secondaires (X) englobant les savanes, les végétations rudérales, différents fourrés secondaires et la végétation des plages et arrière-plages.

Les taxons de rang infra-spécifique n'ont pas été pris en compte et le statut donné à l'espèce regroupe celui des sous-espèces ou variétés qu'elle renferme.

2. Les genres de la forêt sclérophylle

Pour homogénéiser les comparaisons avec la forêt dense humide et les maquis miniers et pour toutes les raisons avancées par van Balgooy (1971), le genre a été pris comme unité de travail dans les analyses phytogéographiques.

Tous les genres retenus (Annexe II) comprennent au moins une espèce autochtone dans la forêt sclérophylle.

Dans le cas de *Scaevola*, nous avons pris en compte la distribution phytogéographique de la section *Scaevola* du genre qui nous a paru plus significative.

II. LES SOURCES D'INFORMATION

Elles sont de trois sortes : la littérature existante, les herbiers du Centre ORSTOM de Nouméa et du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, et enfin nos observations personnelles.

Les ouvrages les plus récents et les plus dignes de confiance ont d'abord été pris en considération, à savoir « La Flore de la Nouvelle-Calédonie » dont 24 familles de Phanérogames traitées sont représentées dans la flore des forêts sclérophylles : Acanthacées, Apocynacées, Bignoniacées, Boraginacées, Convolvulacées, Corynocarpacées, Dilléniacées, Euphorbiacées, Flacourtiacées, Goodéniacées, Hernandiacées, Lauracées, Méliacées, Mimosacées, Moracées, Myrtacées (Leptospermoïdées), Olacacées, Oléacées, Orchidacées, Plumbaginacées, Protéacées, Santalacées, Sapotacées, Solanacées. Plusieurs genres présents en forêt sclérophylle ont fait l'objet récemment d'une révision complète ou partielle, déjà publiée ou sur le point de l'être : *Ochrosia* (Apocynacées), *Delarbrea* (Araliacées), *Sarcolobus, Sarcostemma* et *Tylophora* (Asclépiadacées), *Terminalia* pro parte (Combrétacées), *Diospyros* (Ebénacées, sous presse),

Trigonostemon (Euphorbiacées), *Ancistrachne* et *Setaria* (Graminées), *Captaincookia* (Rubiacées), *Sarcomelicope* (Rutacées), *Cupaniopsis* et *Guioa* (Sapindacées), *Soulamea* (Simaroubacées, à paraître), *Acropogon* pro parte (Sterculiacées).

A ceci s'ajoutent les communications personnelles et les déterminations effectuées sur herbiers par les spécialistes de diverses familles, dont certaines sont en cours d'étude : Césalpiniacées, Composées, Graminées, Loganiacées, Ménispermacées, Oxalidacées, Papilionacées, Sapindacées.

La répartition phytogéographique des genres ici présents a pour base de départ, là encore, le travail de VAN BALGOOY (1971), réactualisé à la lumière des données nouvelles taxonomiques et phytogéographiques. Ces dernières ont été puisées dans les derniers fascicules de la « Flora Malesiana », les 5 volumes de la « Flora Vitiensis Nova » et les volumes « Pacific Plant Areas », les observations sur la phytogéographie et la végétation des Nouvelles-Hébrides, des îles de Norfolk et Lord Howe, ainsi que les dernières mises à jour sur la flore des îles Salomons. Pour le reste le « Plant Book » (MABBERLEY, 1987) et le « Dictionary of the Flowering Plants and Ferns » (WILLIS, 1988) ont fourni une réponse.

III. LES DIVISIONS GÉOGRAPHIQUES

Les unités phytogéographiques utilisées pour l'étude de la forêt dense (MORAT et al., 1984) ont été rigoureusement conservées par souci d'homogénéité.

IV. RÉPARTITION

Les types de répartition générique sont définis d'après les seules distributions actuelles. Les données paléobotaniques qui permettraient une appréciation plus juste des répartitions anciennes manquent malheureusement dans de nombreux territoires.

Malgré ces imperfections et pour homogénéiser les comparaisons faites précédemment, nous adopterons les catégories de VAN BALGOOY (1971), modifiées par MORAT et al. (1984), en fonction de l'objectif plus limité du sujet. A savoir :

1. Les genres endémiques (E), dont les limites de répartition ne dépassent pas la Nouvelle-Calédonie et ses Dépendances (îles Bélep, Yandé, Ile des Pins...).

2. Les genres néocalédoniens ou subendémiques (B), pour lesquels la Nouvelle-Calédonie est un centre de diversification primaire, c'est-à-dire qu'elle possède en général plus des 3/4 des espèces et dont l'aire de répartition ne s'étend pas ou peu au-delà des territoires voisins (Australie, Fidji, Lord Howe, Norfolk, Nouvelle-Guinée, Nouvelles-Hébrides) : *Archidendropsis, Artia, Atractocarpus, Baloghia, Delarbrea, Lethedon, Oxera, Sarcomelicope, Uromyrtus.*

3. Les genres pacifiques (L), existant dans un ou plusieurs groupes d'îles du Pacifique et absents ou presque d'Amérique, d'Australie, de Nouvelle-Guinée, de Malésie ou d'Asie : *Meryta, Scaevola* (sect. *Scaevola*), *Ancistrachne.*

4. Les genres pacifiques-subantarctiques (J), de répartition disjointe, existant dans les montagnes des Andes, de la Nouvelle-Zélande, en Australie, Nouvelle-Guinée ou Malésie. Ils ne sont représentés ici que par les genres *Drymoanthus* et *Lagenophora.*

5. Les genres subantarctiques (K), de répartition similaire à la précédente mais s'étendant au sud de l'Océan Indien (Afrique du sud, Madagascar, Mascareignes) avec 6 représentants : *Cordyline, Cossigna, Dianella, Soulamea, Turbina, Wahlenbergia.*

6. Les genres australiens (H), centrés sur l'Australie : *Acronychia, Baeckea, Duboisia, Pterostylis.*

7. Les genres australo-papous (I), dont les centres de dispersion sont l'Australie et la Nouvelle-Guinée comme : *Euroschinus, Desmos, Corynocarpus, Codiaeum, Fontainea, Ryssopteris, Austromyrtus, Geitonoplesium, Stenocarpus, Emmenosperma, Geigera, Halfordia, Santalum, Cupaniopsis, Elattostachys.*

8. Les genres malésiano-papous (G), dont les centres de dispersion sont en Malésie et Nouvelle-Guinée essentiellement, avec une extension aux Salomons, Nouvelles-Hébrides, Fidji et rarement en Australie, représentés ici par un seul genre : *Semecarpus.*

9. Les genres indo-malésiens (F), centrés sur l'Asie et la Malésie. Ils sont peu ou pas représentés en Australie et au-delà dans le Pacifique vers l'Est. La Nouvelle-Calédonie ou les Fidji sont souvent l'extrême limite de leur répartition : *Sarcolobus* et *Trigonostemon.*

10. Les genres indo-australiens (D), présents en Asie, Malésie, Australie et éventuellement dans le Pacifique mais avec très peu ou pas de représentants en Afrique : *Cerbera, Melodinus, Ochrosia, Parsonsia, Epipremmum, Hoya, Glossocardia, Santaloides, Gahnia, Aleurites, Breynia, Omalanthus, Fagraea, Aglaia, Dysoxylum, Hypserpa, Pachygone, Maclura, Malaisia, Cleistocalyx, Dendrobium, Geodorum, Luisia, Sarcochilus, Alphitonia, Rhamnella, Dentella, Micromelum, Alectryon, Arytera, Guioa, Harpullia, Planchonella, Wickstroemia.*

11. Les genres paléotropicaux (C), qui existent sur tous les continents sauf en Amérique.

12. Les genres pantropicaux (A).

RÉSULTATS

I. LA FLORE DE LA FORÊT SCLÉROPHYLLE

Selon les critères retenus (Tableau 2) la forêt sclérophylle de Nouvelle-Calédonie renferme 379 espèces de Phanérogames réparties en 227 genres et 83 familles.

La comparaison avec les données relatives à la flore autochtone totale, avec celles de la forêt dense humide (MORAT et al., 1984) et celles des maquis miniers (MORAT et al., 1986)[1] montre que la flore de la forêt sclérophylle ne possède que 12,2 % des espèces de la flore totale et qu'elle est nettement moins riche que celle des autres formations autochtones. Ceci tient certainement en partie aux différences de superficie des 3 formations. La forêt sclérophylle

1. Toutes les données ont été réactualisées à partir des données nouvelles disponibles.

TABLEAU 2 : Comparaison de la flore autochtone de la forêt sclérophylle avec la flore autochtone totale du Territoire, celle des forêts denses humides et celle des maquis miniers.

	Espèces nombre	endémiques	%	Genres nombre	endémiques	%	Familles nombre	endémiques	%
Flore autochtone	3093	2362	76	749	105	14	165	5	3
Forêt sclérophylle	379	223	59	227	11	5	83	0	
%	12,25			30,3			50,3		
Forêt dense humide	1792	1562	87	416	83	20	113	5	4,4
%	57,94			55,46			68,5		
Maquis miniers	1082	987	91	306	58	19	87		
%	35,0			40,85			52,7		

résiduelle est en effet peu étendue (350 km^2) par rapport aux forêts denses humides (4 000 km^2) et aux maquis miniers (4 400 km^2).

La flore de la forêt sclérophylle apparaît plus diversifiée à l'échelon familial et générique qu'à l'échelon spécifique. Ainsi 30,3 % des genres et 50,3 % des familles de la flore phanérogamique autochtone totale sont présents en forêt sclérophylle pour seulement 12,2 % des espèces. Aussi les nombres moyens d'espèces par genre et par famille ne sont-ils que de 1,67 et de 4,57 pour la forêt sclérophylle alors qu'ils sont respectivement de 4,13 et 18,7 pour la flore totale, de 4,31 et 15,8 pour la forêt dense humide et de 3,54 et 12,4 pour les maquis.

Avec 223 espèces endémiques, soit un taux de 59 %, et seulement 59 espèces lui appartenant en propre, la flore de la forêt sclérophylle apparaît moins originale que celle des forêts denses et que celle des maquis. Ceci est encore plus marqué au niveau générique : seuls 11 genres endémiques à la Nouvelle-Calédonie figurent dans cette forêt, à savoir *Codia, Bocquillonia, Cloezia, Arthroclianthus, Captaincookia, Oxanthera, Zieridium, Podonephelium, Leptostylis, Acropogon* et *Maxwellia*. Seul le genre monospécifique *Captaincookia*, proche du genre *Ixora*, est strictement localisé à la forêt sclérophylle, les 10 autres sont tous largement représentés dans d'autres formations végétales.

L'examen de la composition floristique (Annexe I) montre que plusieurs groupes par ailleurs bien représentés en Nouvelle-Calédonie sont ici totalement absents (Gymnospermes, Palmiers, Wintéracées, Eléocarpacées, Symplocacées, Epacridacées, Fagacées) ou très nettement sous représentés : c'est le cas des Cunoniacées, des Protéacées et des Dilléniacées (1 seule espèce) et des Pandanacées (2 espèces). N'y figurent pas non plus la plupart des familles archaïques de la flore de la Nouvelle-Calédonie : Triméniacées, Sphénostémonacées, Monimiacées, Balanopacées ainsi que les 5 familles endémiques au Territoire.

Les familles comptant au moins 3 espèces dans la flore des forêts sclérophylles sont données par ordre d'importance en nombre d'espèces dans le Tableau 3. Leur importance relative, d'une part en forêt sclérophylle d'autre part dans la flore autochtone totale, est comparée.

Parmi les familles comptant plus de 10 espèces en forêt sclérophylle, les Euphorbiacées (31 espèces sur 206), Apocynacées (22 espèces sur 104), Sapindacées (18 espèces sur 67),

TABLEAU 3 : Importance comparée, en nombre d'espèces, des principales familles en forêt sclérophylle et dans la flore autochtone.

Familles	Forêt sclérophylle		Flore totale	
	Nombre d'espèces	% du total	Nombre d'espèces	% du total
Euphorbiacées	31	8,18	206	6,66
Myrtacées	29	7,65	233	7,53
Rubiacées	23	6,07	229	7,40
Apocynacées	22	5,80	104	3,36
Sapindacées	18	4,75	67	2,17
Rutacées	15	3,96	90	2,91
Orchidacées	12	3,17	200	6,47
Graminées	11	2,90	123	3,98
Papilionacées	11	2,90	61	1,97
Ebénacées	11	2,90	40	1,29
Cypéracées	10	2,64	96	3,10
Moracées	10	2,64	39	1,26
Verbénacées	10	2,64	49	1,58
Asclépiadacées	7	1,85	29	0,94
Solanacées	7	1,85	13	0,42
Araliacées	6	1,58	102	3.30
Rhamnacées	6	1,58	10	0,32
Sapotacées	6	1,58	82	2,65
Acanthacées	5	1,32	12	0,39
Césalpiniacées	5	1,32	18	0,58
Composées	5	1,32	37	1,20
Flacourtiacées	5	1,32	55	1,78
Pittosporacées	5	1,32	43	1,39
Nyctaginacées	5	1,32	6	0,19
Célastracées	4	1,05	31	1,00
Convolvulacées	4	1,05	17	0,55
Lauracées	4	1,05	46	1,49
Ménispermacées	4	1,05	8	0,26
Mimosacées	4	1,05	20	0,65
Sterculiacées	4	1,05	22	0,71
Ulmacées	4	1,05	6	0,19
Combrétacées	3	0,79	8	0,26
Guttifères	3	0,79	23	0,74
Liliacées	3	0,79	13	0,42
Méliacées	3	0,79	12	0,39
Myrsinacées	3	0,79	54	1,75
Diverses familles	61	16,14	889	28,74

Rutacées (15 espèces sur 90), Papilionacées (11 espèces sur 61), Ebénacées (11 espèces sur 31) et les Moracées (10 espèces sur 39) sont relativement plus riches en forêt sclérophylle que dans la flore totale alors que les Rubiacées, Orchidacées, Graminées et Cypéracées sont au contraire sous-représentées. Quant aux Myrtacées elles sont sensiblement de la même importance dans les 2 cas. Parmi les familles comptant moins de 10 espèces en forêt sclérophylle plusieurs ont au moins la moitié de leurs espèces dans cette formation. C'est le cas des Solanacées, Rhamnacées, Nyctaginacées, Ménispermacées et des Ulmacées. Autant de familles qui, avec les Ebénacées, Sapindacées et à un degré moindre les Euphorbiacées, Myrtacées, Apocynacées, Moracées et les Rutacées sont parmi les plus caractéristiques de la forêt sclérophylle.

La forêt sclérophylle comprend 227 genres dont 168 sont représentés par une seule espèce notamment le genre endémique *Captaincookia* et les genres *Emmenosperma, Trigonostemon, Turbina* et *Ancistrachne* (accidentel dans le maquis) étroitement liés en Nouvelle-Calédonie à cette formation. Les genres comptant plus de 3 espèces sont rassemblés dans le Tableau 4 où

TABLEAU 4 : Importance comparée, en nombre d'espèces, des principaux genres en forêt sclérophylle et dans la flore autochtone totale.

Genres	Nombre d'espèces en forêt sclérophylle	Nombre d'espèces dans la flore totale	%
Eugenia	13	38	34,2
Diospyros	11	40	27,5
Phyllanthus	10	110	9,1
Austromyrtus	8	24	33,3
Ficus	7	33	21,2
Alyxia	7	33	21,2
Parsonsia	6	16	37,5
Psychotria	6	86	7,3
Solanum	6	10	60,0
Dendrobium	5	36	13,9
Morinda	5	24	20,8
Cupaniopsis	5	28	17,9
Pittosporum	4	43	9,3
Arytera	4	6	66,7
Oxera	4	35	11,4
Syzygium	4	29	13,8
Zieridium	4	5	80,0
Pseuderanthemum	3	5	60,0
Melodinus	3	11	27,3
Caesalpinia	3	7	42,9
Terminalia	3	6	50,0
Fimbristylis	3	7	42,9
Bocquillonia	3	14	21,4
Cryptocarya	3	19	15,8
Dianella	3	7	42,9
Pisonia	3	4	75,0
Jasminum	3	10	30,0
Celtis	3	4	75,0
Vitex	3	9	33,0

sont également donnés à titre de comparaison les nombres d'espèces des différents genres dans la flore autochtone totale et le pourcentage des espèces de chaque genre dans la forêt sclérophylle. Seuls les genres *Eugenia, Diospyros, Phyllanthus, Austromyrtus, Ficus, Alyxia, Parsonsia, Psychotria* et *Solanum* y comptent plus de 5 espèces. Alors que les genres *Phyllanthus* et *Psychotria* ont moins de 10 % de leurs représentants dans la forêt sclérophylle, le genre *Solanum* en possède 60 %, *Parsonsia, Diospyros, Austromyrtus* et *Eugenia* plus de 25 % et toutes les autres, des valeurs proches ou supérieures à 20 %. Parmi les genres représentés par 3 ou 4 espèces, on soulignera l'importance relative de *Arytera, Zieridium, Pseuderanthemum, Terminalia, Pisonia* et *Celtis* dont au moins la moitié des espèces de la flore autochtone se trouvent en forêt sclérophylle.

L'un des caractères marquants de la flore de la forêt sclérophylle est sans aucun doute l'importance des lianes représentées par 41 espèces appartenant aux genres *Deeringia* (Amaranthacées), *Alyxia, Artia, Melodinus, Parsonsia* (Apocynacées). *Epipremnum* (Aracées), *Gymnema, Hoya, Sarcolobus, Secamone, Tylophora* (Asclépiadacées), *Caesalpinia, Mezoneuron* (Césalpiniacées), *Capparis* (Capparidacées), *Santaloides* (Connaracées), *Ipomoea, Turbina* (Convolvulacées), *Melothria* (Cucurbitacées), *Tetracera* (Dilléniacées), *Dioscorea* (Dioscoréacées), *Mallotus* (Euphorbiacées), *Cassytha* (Lauracées), *Ryssopteris* (Malpighiacées), *Hypserpa, Pachygone* (Ménispermacées), *Maclura, Malaisia* (Moracées), *Maesa* (Myrsinacées), *Boerhavia, Pisonia* (Nyctaginacées), *Jasminum* (Oléacées), *Abrus, Canavalia, Derris* (Papilionacées), *Passiflora* (Passifloracées), *Geitonoplesium* (Philésiacées), *Piper* (Pipéracées), *Morinda* (Rubiacées), *Smilax* (Smilacacées), *Oxera* (Verbénacées). Les épiphytes sont ici peu nombreux (une douzaine d'espèces), uniquement présents chez les Orchidacées et les fougères.

II. AFFINITÉS DE LA FLORE DE LA FORÊT SCLÉROPHYLLE AVEC CELLE DES AUTRES FORMATIONS VÉGÉTALES (Tableau 5)

1. Les espèces strictement liées à la forêt sclérophylle

Elles sont au nombre de 59, toutes endémiques au Territoire, ce qui témoigne malgré tout de l'originalité floristique de cette formation. Dans cette catégorie figurent des espèces appartenant à des familles variées avec toutefois une prédominance des Myrtacées-Myrtoïdées : 6 *Austromyrtus*, 5 *Eugenia*, 2 *Syzygium*, 1 *Uromyrtus*. Viennent ensuite avec 6 espèces

Tableau 5 : Affinités de la flore de la forêt sclérophylle avec celle des autres formations végétales.

Nombre d'espèces strictement liées à la forêt sclérophylle (L) ou en commun à d'autres formations végétales. (F) forêt dense humide, (M) maquis miniers, (X) formations secondaires ou diverses.

Formations végétales	L	L-F	L-M	L-F-M	L-X
Ensemble des espèces	379	188	128	53	102
Espèces exclusives à chaque groupe de formations	59	107	63	47	57

les Ebénacées (*Diospyros*) puis les Rubiacées avec 5 espèces réparties en 4 genres, dont *Captaincookia*, puis les Euphorbiacées avec 3 *Phyllanthus* et *Trigonostemon cherrieri*. Les espèces restantes se répartissent en 21 familles et 28 genres dont les genres endémiques (*Arthroclianthus, Leptostylis, Oxanthera* et *Zieridium*) ou subendémiques (*Atractocarpus*) avec chacun une seule espèce. La majorité des espèces de ce groupe sont arbustives ou arborescentes basses (< 8 m), plusieurs d'entre elles atteignent la voûte (*Terminalia cherrieri, Albizia guillainii, Syzygium sp., Arytera collina, Cupaniopsis globosa, Planchonella, Vitex sp.*), 7 sont lianescentes (*Alyxia sp., Capparis neocaledonica, Turbina inopinata, Melothria pentaphylla, Jasminum noumeense, Canavalia favieri, Smilax sp.*) et 3 appartiennent à la strate herbacée *Peperomia sp.* à affinité saxicole, *Ancistrachne numaeensis*, graminée à port bambusiforme et *Oryza sp.*

2. Les espèces communes à la forêt sclérophylle et à la forêt dense humide

Elles constituent un ensemble de 188 espèces soit près de 50 % de la flore de la forêt sclérophylle. Parmi celles-ci, 107 sont strictement liées à ces deux formations et 47 également aux maquis miniers. Les 34 espèces restantes ont été aussi signalées dans différentes formations secondaires ou diverses.

La plupart des espèces exclusives aux deux catégories de forêt se développent essentiellement à basse altitude; toutefois *Corynocarpus dissimilis* qui monte à plus de 1000 m et *Hernandia cordigera* qui atteint 700 m font exception. Un grand nombre d'espèces arborescentes communes aux deux catégories de forêts sont largement représentées en forêt dense humide sur substrat calcaire (*Schefflera golip, Elaeodendron curtipendulum, Diospyros fasciculosa, Cryptocarya lifuensis, C. schmidii, Ficus microcarpa, F. oblica, Ellatostachys incisa, Manilkara dissecta, Mimusops elengi...*). Ceci met en évidence le rôle du facteur édaphique dans la sélection de certaines espèces communes à ces deux forêts. Il convient toutefois de souligner que les forêts denses humides sur calcaire se trouvent à basse altitude et principalement aux Iles Loyauté où les précipitations annuelles moyennes sont comprises entre 1300 et 1750 mm, ce qui les place dans des conditions de pluviométrie intermédiaires entre celles de la forêt sclérophylle et celles de la plupart des forêts denses humides de basse et moyenne altitudes.

Les 107 espèces liées aux deux catégories de forêt appartiennent à 39 familles et 73 genres. Les familles les plus abondantes sont les Sapindacées avec 10 espèces arborescentes réparties en 6 genres (*Alectryon, Arytera, Cupaniopsis, Elattostachys, Guioa, Harpullia*), puis les Orchidacées avec 8 espèces épiphytes dont 4 du genre *Dendrobium*, et une espèce terrestre *Nervilia aragoana*. On trouve ensuite les Euphorbiacées avec 8 espèces appartenant aux genres *Bocquillonia, Cleidion, Drypetes, Fontainea* et *Phyllanthus*, puis les familles des Apocynacées et des Myrtacées avec 6 espèces chacune, appartenant aux genres *Alyxia* (2 espèces) et *Parsonsia* (4 espèces) pour la première et aux genres *Austromyrtus, Cleistocalyx, Eugenia* et *Syzygium* pour la seconde. On citera encore les Ebénacées avec 5 espèces du genre *Diospyros* et les Araliacées représentées par les genres *Delarbrea, Meryta, Polyscias* et *Schefflera*.

Les genres endémiques ne comptent chacun qu'une espèce exclusive aux deux catégories de forêts (*Bocquillonia grandidens, Arthroclianthus microbotrys* et *Acropogon bullatus*). Les genres *Zieridium, Podonephelium* et *Maxwellia* renferment chacun une espèce commune aux deux catégories de forêts et aux maquis miniers.

3. Les espèces communes à la forêt sclérophylle et aux maquis miniers

Elles sont au nombre de 128, soit près du tiers du total. 63 d'entre elles sont confinées à ces deux formations, 53 ont été également recensées en forêt dense humide et 12 s'étendent aux formations littorales (*Digitaria montana, Myoporum tenuifolium, Ormocarpum orientale*) ou à diverses formations secondaires (*Casuarina collina, Acacia spirorbis, Morinda mollis, Achronychia laevis, Dodonaea viscosa, Baeckea virgata...*).

Les 63 espèces localisées seulement à la forêt sclérophylle et aux maquis miniers sont pour la plupart essentiellement planitaires et thermophiles ; sur roches ultrabasiques, elles se développent essentiellement à la base des maquis miniers. Certaines ont une distribution géographique assez large (*Celtis conferta, Fimbristylis neocaledonica, F. ovata, Eugenia gacognei, E. oraria, Gahnia aspera*), d'autres sont limitées à la base des massifs de la côte ouest (*Cossigna trifoliata, Leptostylis filipes, Sophora sp., Terminalia novocaledonica...*). Quelques espèces, en raison de leur abondance, croissent préférentiellement en forêt sclérophylle : *Codiaeum peltatum, Dianella adenanthera, Gardenia urvillei, Pseuderanthemum sp., Psidrax odorata, Setaria austrocaledonica...* D'autres, au contraire, appartiennent plutôt aux maquis miniers : *Casearia deplanchei, Codia microphylla, Cloezia artensis, Bocquillonia brachypoda, Homalium leratiorum...* Les genres endémiques possèdent ici 6 espèces appartenant aux genres *Codia, Bocquillonia, Cloezia, Leptostylis* et *Zieridium*, seul ce dernier ayant 2 espèces.

4. Les espèces communes à la forêt sclérophylle et à différentes formations secondaires ou diverses

Elles sont au nombre de 102 regroupant 57 espèces partagées essentiellement avec des formations secondaires et 45 présentes également dans d'autres formations autochtones (maquis miniers ou forêt dense humide).

Bon nombre parmi les 57 espèces propres à la forêt sclérophylle et aux formations secondaires ou littorales sont largement répandues dans les formations de plages et d'arrière-plages de la zone. Certaines d'entre elles sont toutefois endémiques (*Melodinus scandens, Terminalia rubricarpa, Paspalidium elegantulum, Dianella plicata, Solanum pancheri*).

Les 45 espèces du second groupe rassemblent, outre les ubiquistes, un nombre important d'espèces ligneuses secondaires. Quelques-unes sont endémiques à la Nouvelle-Calédonie (*Casuarina collina, Acalypha pancheriana, Glochidion billardieri, G. caledonicum, Omalanthus schlechteri, Alphitonia neocaledonica*), mais la plupart ont une distribution plus large (*Aleurites moluccana, Mallotus repandus, Acacia spirorbis, Baeckea virgata, Acronychia laevis, Halfordia kendac, Dodonaea viscosa, Duboisia myoporoides, Melochia odorata, Trema cannabina...*).

Deux graminées endémiques, *Aristida novaecaledoniae*, très répandu en savane, et *Digitaria montana* d'affinité incertaine, appartiennent au second groupe.

Si la majorité des espèces des formations secondaires ou littorales répertoriées en forêt sclérophylle apparaissent surajoutées pour des raisons de proximité ou suite à des modifications du couvert forestier, il est presque certain en revanche que quelques espèces communes aux deux types de formations ont leur origine en forêt sclérophylle surtout lorsqu'elles sont endémiques, telles : *Aristida novaecaledoniae, Digitaria montana, Paspalidium elegantulum* (Graminées) ou autochtones bien représentées en Nouvelle-Calédonie comme : *Acacia spirorbis, Baeckea virgata, Streblus pendulinus, Solanum tetrandrum*, etc.

III. LES AFFINITÉS PHYTOGÉOGRAPHIQUES DE LA FLORE DE LA FORÊT SCLÉROPHYLLE

Le spectre des répartitions est donné et comparé à celui des autres formations autochtones (forêts denses et maquis) dans le Tableau 6.

TABLEAU 6 : Spectre de répartition des genres de la forêt sclérophylle (avec à titre de comparaison ceux des forêts denses humides, MORAT et al., 1984, et des maquis miniers, MORAT et al., 1986).

		Forêt sclérophylle			Forêt dense humide		Maquis miniers	
		Nombre de genres	%		%		%	
Pantropical	A	95	41,85	76,65	18,9	45,4	20,6	44,3
Paléotropical	C	45	19,82		13,9		13,4	
Indo-australien	D	34	14,98		12,6		10,3	
Indo-malésien	F	2	0,88	1,32	4,7	9,6	1,8	3,9
Malésiano-papou	G	1	0,44		4,9		2,1	
Australien	H	4	1,76	8,37	3,0	10,4	9,6	15,3
Australo-papou	I	15	6,61		7,4		5,7	
Pacifique subantarctique	J	2	0,88	3,52	1,7	3,9	1,8	5,3
Subantarctique	K	6	2,64		2,2		3,5	
Pacifique	L	3	1,32	1,32	4,1	4,1	3,9	3,9
Néocalédonien subendémique	B	9	3,96	8,81	22,4	26,5	7,1	27,7
Endémique	E	11	4,85		4,1		20,6	

Les genres à large répartition — pantropicaux (A), paléotropicaux (C) et indo-australiens (D) — sont (avec respectivement des pourcentages de 41,9, 19,8 et 15,0) les plus abondants. Ils constituent un ensemble de plus de 76 % contre des valeurs inférieures à 50 % pour les forêts denses humides et les maquis miniers. Vient ensuite l'élément néocalédonien (B, E), mais avec seulement 8,8 % des genres contre des valeurs supérieures à 25 % dans les autres formations autochtones. L'élément australien (H, I) est représenté par 8,4 % contre 10 % en forêt dense et 15 % dans le maquis. Les genres pacifiques-subantarctiques (J), subantarctiques (K), pacifiques (L) et surtout malésiens (F, G) sont peu nombreux et dans la presque totalité des cas bien moins représentés qu'ailleurs.

Le nombre de genres de la forêt sclérophylle partagés par la Nouvelle-Calédonie avec les différents Territoires sont donnés en valeurs absolues et en pourcentages dans le Tableau 7 en tenant compte d'abord des genres pantropicaux puis en les omettant.

TABLEAU 7 : Répartition numérique des genres de la forêt sclérophylle dans les autres territoires phytogéographiques.

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique
Nombre de genres : 227 dont en commun avec :	144	182	200	195	204	152	158	59	50	43	157	141	92	124	99
%	63	80	88	86	90	67	70	26	22	19	69	62	41	55	44
Nombre de genres : 132 (pantropicaux exclus) dont en commun avec :	52	89	105	103	112	74	83	28	22	22	76	65	39	59	5
%	39	67	80	78	85	56	63	21	17	17	58	49	30	45	4

Dans les 2 cas, c'est l'Australie, suivie de la Malésie, de la Papouasie-Nouvelle-Guinée, de l'Asie, des Nouvelles-Hébrides, de Fidji, des Salomons qui a le plus de genres en commun avec la forêt sclérophylle de la Nouvelle-Calédonie.

Avec les genres pantropicaux ces régions précèdent l'Afrique, le Pacifique Nord, Samoa, Tonga, l'Amérique, la Polynésie, Lord Howe, Norfolk et la Nouvelle-Zélande. En les omettant, l'Amérique occupe le dernier rang et Samoa-Tonga et le Pacifique Nord devancent l'Afrique.

La répartition des genres partagés entre la Nouvelle-Calédonie et un seul, puis 2, 3, 4, 5 et 6 autres territoires phytogéographiques est donnée dans les Tableaux 8 à 13. Aller au-delà n'apporterait rien de plus car les genres signalés sont de répartition de plus en plus large, donc de moins en moins significative.

Comme pour la forêt, et les maquis miniers, en tenant compte du fait que plus l'aire de répartition d'un taxon est réduite ou limitée à un nombre restreint de territoires, plus elle est significative des affinités floristiques, il a été établi pour chaque unité phytogéographique un indice de parenté floristique avec la forêt sclérophylle. Son mode de calcul, précisé antérieurement, montre qu'il est proportionnel au nombre de genres partagés en commun avec la forêt sclérophylle et inversement proportionnel au nombre de territoires dans lesquels ils sont présents, Nouvelle-Calédonie non comprise (MORAT et al., 1984). Les résultats ramenés en % sont comparés à ceux de la forêt dense humide et aux maquis miniers (Tableau 14).

Comme pour les deux formations autochtones antérieurement étudiées, l'Australie demeure la région ayant les affinités floristiques les plus étroites, mais elle est suivie cette fois de la Malésie, de la Nouvelle-Guinée, de l'Asie et des Nouvelles-Hébrides. On trouve ensuite dans l'ordre : l'Afrique, les Salomons, Lord Howe, Fidji, l'Amérique, la Nouvelle-Zélande, le Pacifique Nord et enfin, avec un pourcentage très faible ($< 2\%$), la Polynésie, Norfolk et Samoa-Tonga.

TABLEAU 8 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et un seul autre territoire (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Atractocarpus								1								B	
Duboisia					1											H	
Lethedon					1											B	2
Oxera							1									B	2

TABLEAU 9 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et deux autres territoires (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Euroschinus				1	1											I	2
Artia		1	1													B	2
Turbina	1														1	K	
Drymoanthus					1					1						J	
Geijera					1	1										I	

Tableau 10 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et trois autres territoires (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Desmos			1	1	1											I	
Ancistrachne			1		1						1					L	
Archidendropsis				1	1		1									B	2
Austromyrtus				1	1	1										I	2
Uromyrtus			1	1	1											B	2
Luisia		1	1			1										D	
Stenocarpus			1	1	1											I	2
Cossinia	4				1						1					K	

Tableau 11 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et quatre autres territoires (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Corynocarpus				1	1		1			1						I	
Baloghia					1		1	1	1							B	2
Fontainea				1	1	1	1									I	
Trigonostemon		2	1	1	1											F	
Maclura		1	1	1	1											D	
Emmenosperma			1	1	1						1					I	

TABLEAU 12 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et cinq autres territoires (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Carissa	1	1	1		1		1									C	
Delarbrea			1	1	1	1	1									B	2
Sarcolobus		1	1	1		1						1				F	
Sarcostema	1	1	1		1		1									C	
Pleurostylia	1	1	1	1	1											C	
Pterocaulon		1	1	1	1										1	A	
Baeckea		1	1	1	2	1										H	
Pterostylis			1	1	1			1		1						H	
Phytolacca	1	1	1									1			2	A	
Halfordia			1	1	1	1	1									I	
Sarcomelicope					1		1	1	1		1					B	2

TABLEAU 13 : Genres limités à la Nouvelle-Calédonie et six autres territoires (Symboles utilisés, cf. Annexe II).

	Afrique	Asie	Malésie	Nelle-Guinée	Australie	Salomons	Nelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nelle-Calédonie
Secamone	1	1	1	1	1		1									C	
Glossocardia		1	1		1		1				1	1				D	
Lagenophora		1	1	1	1					2					1	J	
Bulbostylis	1	1	1	1	1										1	A	
Tetracera	1	1	1	1	1										1	A	
Erythroxylum	1	1	1	1	1	1										C	
Codiaeum			1	1	1	1	1				1					I	
Oryza	1	1	1	1	1										1	A	2
Paspalidium	3	1	1	1	2										1	A	
Pachygone		1	1	1	1						1	1				D	
Cleistocalyx		1	1	1	1			1			1					D	
Plumbago	1	1	1		1							1	1			C	
Dentella		1	1	1	1							1	1			D	
Pavetta	2	1	1	1	1		1									C	
Arytera		1	1	1	1					1			1			D	
Mimusops	1	1	1	1	1							1				C	

TABLEAU 14 : Affinités floristiques selon les coefficients de corrélation des différents territoires phytogéographiques et comparaison avec les données concernant la forêt dense humide et les maquis miniers.

	Forêt sclérophylle		Forêt dense humide	Maquis miniers
	coefficient	%	%	%
Australie	11,80	25,60	27,2	31,3
Malésie	7,58	15,17	11,7	13,3
Nouvelle-Guinée	7,15	14,30	20,2	16,8
Asie	5,23	10,45	3,2	5,8
Nouvelles-Hébrides	3,75	7,50	7,6	6,9
Afrique	3,13	6,27	2,8	4,3
Salomons	2,55	5,20	6,8	4,2
Lord Howe	1,81	3,63	9,8	5,5
Fidji	1,78	3,57	1,6	1,0
Amérique	1,73	3,47	0,3	0,9
Nouvelle-Zélande	1,28	2,57	4,3	5,6
Pacifique Nord	1,23	2,47	1,6	1,6
Polynésie	0,50	1,00	1,0	1,0
Norfolk	0,45	0,90	0,5	1,2
Samoa-Tonga	0,00	0,0	1,4	0,6

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les forêts sclérophylles de la Nouvelle-Calédonie appartiennent au vaste ensemble des « forêts sèches », « dry forests », « sclerophyll forest » ou « foresta xerofitica ou subxerofitica » existant dans de nombreux pays tropicaux qui représentent en surface près de 42 % des formations forestières existant dans ces régions (MURPHY & LUGO, 1986). Ce vaste complexe regroupe des formations plus ou moins denses, de composition floristique différente et croissant dans des conditions écologiques souvent dissemblables.

Elles ont en commun d'être soumises à des déficits hydriques temporaires dus à différents facteurs d'ordre édaphique ou le plus souvent climatique parmi lesquels la latitude, l'altitude, l'exposition et surtout l'intensité et la durée de la saison sèche interviennent.

Elles ont été décrites sous des appellations diverses sur tous les continents : Amérique (BEARD, 1955), Afrique (AUBRÉVILLE, 1949 ; SCHNELL, 1971 ; MALAISSE, 1984 ; SWAINE et al., 1990), Asie (SCHNELL, 1971 ; DITTUS, 1977), et les îles importantes de la zone intertropicale : Cuba (BORHIDI, 1991), Madagascar (PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921 ; HUMBERT, 1965 ; KOECHLIN et al., 1974), Bornéo (WHITMORE, 1975), Australie (WEBB, 1959 ; BEADLE, 1981 ; SPECHT, 1981), etc...

Ce type de formation existe aussi sous forme de faciès sec, plus ou moins accusé sur tous les versants situés sous le vent de toutes les îles océaniques de taille parfois même réduite : Tahiti, Nouvelles-Hébrides, Fidji, Réunion, Guadeloupe, etc.

Il s'avère difficile de comparer floristiquement la forêt sclérophylle néocalédonienne avec les formations homologues existant de par la monde. D'abord parce que les conditions écologiques les régissant ne sont pas partout identiques (altitude ou degré de sécheresse très différents), ou parce qu'il existe des appellations similaires pour des formations de physionomie non semblable ou l'inverse (sclerophyll communities, heathland, mallee, open scrub, mulga, rien qu'en Australie) et aussi parce que leur fonds floristique varie considérablement avec l'éloignement géogaphique. Ce phénomène est encore plus accusé quand il s'agit de flores insulaires à taux d'endémisme élevé.

Il est intéressant cependant de constater, au niveau familial tout au moins, que certaines familles botaniques de répartition cosmopolite ou pantropicale ont tendance à être mieux représentées dans ces végétations sèches qu'ailleurs. C'est le cas des Euphorbiacées, Myrtacées, Légumineuses, Sapindacées, Rutacées, Ebénacées, Moracées, Solanacées, Ulmacées. Descendre au niveau générique amène beaucoup plus d'hétérogénéité.

Les forêts sèches du monde tropical sont, comme le souligne Janzen (1988) de loin les plus menacées par la mise en valeur agricole ou pastorale ainsi que par les feux, actions anthropiques largement facilitées par l'accessibilité de ces formations situées en basse et moyenne altitudes et leur inflammabilité.

En Nouvelle-Calédonie comme ailleurs elles n'existent qu'à l'état résiduel sous forme de lambeaux forestiers isolés plus ou moins bien conservés occupant à peine 350 km². Le caractère insulaire semble renforcer cette fragilité surtout au niveau de la flore qui résiste mal aux introductions d'espèces étrangères (*Leucaena leucocephala, Psidium guajava, Lantana camara, Cryptostegia grandiflora, Haematoxylon campechianum, Acacia nilotica* et diverses Graminées) ou même autochtones (*Acacia spirorbis*) parfois très envahissantes en s'installant de façon permanente dans les zones perturbées du couvert forestier. Ces apports allogènes font évoluer cette formation vers un fourré puis une savane, comme c'est le cas sur les affleurements basaltiques de la Côte Ouest où la forêt sclérophylle a complètement disparu pour y être remplacée par une savane herbeuse faisant disparaître les espèces originelles dont certaines pouvaient éventuellement être liées à ce type de substrat.

Si les résultats obtenus par les précédentes analyses floristiques font apparaître que la forêt sclérophylle néocalédonienne est bien moins riche et diversifiée que les autres formations autochtones que sont les forêts denses et les maquis miniers, ces chiffres méritent cependant d'être nuancés par la superficie restreinte occupée de nos jours par les restes de cette formation : 350 km² contre près de 12 fois plus pour les autres. D'autre part un certain nombre de taxons microendémiques parce qu'inféodés à certains types de sols (comme les sols basaltiques précédemment cités) ont pu disparaître avec les formations qui les abritaient. Le fait que plusieurs espèces appartenant à des genres endémiques (*Captaincookia margaretae*) ou non (*Trigonostemon cherrieri, Turbina inopinata, Diospyros veillonii, Ancistrachne numaeensis, Terminalia cherrieri, Oryza sp.*, etc.) soient elles-mêmes endémiques à cette formation et possèdent des aires de répartition restreintes et très isolées, renforce cette hypothèse.

La présence d'un genre (*Captaincookia*) et de 59 espèces endémiques dont certaines sont les uniques représentants en Nouvelle-Calédonie de genres pantropicaux, paléotropicaux ou australo-papous (*Turbina, Oryza, Trigonostemon, Ancistrachne*) et de ce fait strictement liés à

la forêt sclérophylle confère à cette formation une individualité certaine au sein de la végétation néocalédonienne.

En effet les parentés qu'elle manifeste sur le plan local avec les forêts denses humides et les maquis miniers ne sont pas très étroites et sont dues essentiellement, à de rares exceptions près, aux espèces croissant dans leurs formes de transition qui possèdent précisément des conditions écologiques très voisines de celles des forêts sclérophylles : forêts denses sur calcaire de basse altitude, maquis planitaires et thermophiles de la côte Ouest.

Néanmoins, cette formation reste à l'évidence moins riche et originale que les maquis et les forêts denses. A cela quelques explications peuvent être avancées. D'abord son ancienneté moindre qui est confirmée par l'absence de phénomène d'intense spéciation au sein des genres. Seuls les genres *Eugenia* (13 *sp.*), *Diospyros* (11 *sp.*) et *Austromyrtus* (8 *sp.*) montrent un début de tendance dans cette voie. Les genres *Celtis* et *Zieridium* qui avec respectivement 3 et 4 espèces en forêt sclérophylle sur les 4 et 5 existantes en Nouvelle-Calédonie peuvent aussi être mentionnés comme tels. Ce manque d'ancienneté peut être attribué aux nombreuses vicissitudes climatiques du Quaternaire qui ont empêché tout isolement de longue durée.

En Australie (Kershaw, 1984) territoire voisin, des preuves polliniques et stratigraphiques mettent en évidence un assèchement général du climat à la fin du Tertiaire suivi d'une alternance de phases sèches et humides durant les derniers 300.000 ans; changements traduits par des types de végétation appropriés jusqu'à environ −38.000 ans. Mais une accentuation très nette de la fréquence des feux manifestement liée à l'arrivée de l'Homme il y a plus de 50.000 ans, a d'abord gêné puis empêché le retour de la forêt humide malgré la réinstallation d'une phase nettement humide il y a 8000 ans.

Ces importantes variations climatiques ont été bien évidemment ressenties en Nouvelle-Calédonie avec les mêmes effets sur la pédogénèse (Podwojewski, 1992) que sur la végétation jusqu'à une date très récente (−8000 ans et même plus tard) puisque l'Homme n'est arrivé qu'il y a 4000 ans au plus. La sécheresse, seul facteur écologique particulier et limitant de cette formation, ce qui n'est pas le cas des maquis, n'a pas pu jouer durablement son rôle de filtre dans l'isolation et la spéciation d'une flore, ni offrir un refuge à certains taxons ante-éocènes (Gymnospermes, familles archaïques à bois homoxylé) comme ce fut le cas pour les substrats ultramafiques post-éocènes. D'autre part la diversification des rares éléments anciens existants n'a guère été facilitée par le nombre réduit de niches écologiques offertes. Si les sols rencontrés sont relativement variés, il n'apparaît guère dans toute l'aire occupée par cette forêt, de variations significatives d'altitude (de 0 à 300 m), de pluviométrie (de 900 à 1200 mm), de température (moyenne diurne, nocturne, mensuelle ou annuelle), d'ensoleillement ou de nombre de mois secs entre les extrêmes.

Au plan mondial la prépondérance de l'Australie, de la Malésie et de la Nouvelle-Guinée dans les affinités floristiques de la forêt sclérophylle néocalédonienne comme dans celle des forêts denses et des maquis, suggère bien un mécanisme commun du peuplement végétal de toute la Nouvelle-Calédonie. A savoir un élément floristique ancien d'origine gondwanienne enrichi par des apports nombreux jusqu'au Crétacé, date à laquelle se produisit la « Rangitata Orogeny » (Stevens, 1977; Raven, 1979; Paris, 1981) qui, par l'ouverture de la mer de Tasman, supprima peu à peu les routes possibles de migration venant de Nouvelle-Guinée ou de Nouvelle-Zélande et provoqua un long isolement propice à une spéciation intense perturbée

ou favorisée par la mise en place des péridotites au début du Tertiaire. Mais cet isolement n'a jamais pu être réalisé pleinement pour la forêt sclérophylle du fait des alternances climatiques mentionnées qui se sont manifestées durablement (jusqu'à −8000 ans).

La forêt sclérophylle apparaît donc constituée majoritairement d'apports floristiquement récents d'âge miocène et quaternaire venus s'ajouter aux quelques éléments anciens ante-éocènes ayant survécus au recouvrement généralisé de la Nouvelle-Calédonie par les péridotites et aux différentes alternances climatiques du Quaternaire.

REMERCIEMENTS : Le traitement informatique des données et la mise en forme des tableaux ont été réalisés par F. RIGAULT.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE ET COMPLÉMENTAIRE

ADEMA, F., 1991. — *Cupaniopsis Radlk. (Sapindaceae) : a Monograph.* Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden, The Netherlands : 1-190.

ALLORGE, L., 1984. — Complément aux Apocynacées de la Flore de la Nouvelle-Calédonie : une espèce nouvelle du genre *Ochrosia* Jussieu. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4ᵉ sér., 6, section B, *Adansonia,* nº 1 : 75-78.

AUBRÉVILLE, A., 1949. — *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale.* Larose, Paris, 351 p.

AUBRÉVILLE, A., 1967. — Sapotacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 1 : 3-168.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1971. — Plant geography of the Pacific. *Blumea* 6 : 1-222.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1975. — Plant geography of the Pacific. *Pacific Plant Areas* 3 (Z.W.O.). Rijksherbarium, Leiden.

BALGOOY, M. M. J. VAN, 1984. — Plant geography of the Pacific. *Pacific Plant Areas* 4. Rijksherbarium, Leiden.

BEADLE, N. C. W., 1981. — *The vegetation of Australia.* Gustave Fischer Verlag, New York.

BEARD, V. S., 1955. — The classification of tropical american vegetation type. *Ecology* 36 : 89-100.

BOITEAU, P., 1981. — Apocynacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 10 : 5-302.

BORHIDI, A., 1991. — Phytogeography and vegetation ecology of Cuba. *Akademia Kiado,* Budapest.

CONN, B. J., 1980. — A taxonomic revision of *Geniostoma* subg. *Geniostoma* (*Loganiaceae*). *Blumea* 26 : 245-364.

CORNER, E. J. H., 1970. — *Ficus* subgen. *Pharmacosycea* with reference to the species of New Caledonia. *Philos. Trans.* B 259, nº 831 : 383-433.

DANLOUX, J., 1987. — Aménagements ruraux en Nouvelle-Calédonie. Evaluation de quelques contraintes pluviométriques dans les secteurs de plaine et en l'absence d'irrigation. *Rapp. Sci. Tech. Sci. Vie,* Hydrologie. Convention nº 1, ORSTOM, Nouméa, 42 p.

DING HOU, 1962. — *Celastraceae. Flora Malesiana,* ser. 1, 6 : 227-291.

DING HOU, 1978. — *Anacardiaceae. Flora Malesiana,* ser. 1, 8 : 395-548.

DITTUS, N. P., 1977. — The ecology of semi evergreen forest community in Sri Lanka. *Biotropica* 9 (4) : 268-286.

EDMONDSON, J. R., 1983. — Plombaginacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 12 : 125-135.

FORSTER, P. I., 1991. — The distribution and synonymy of *Tylophora biglandulosa* (*Asclepiadaceae*). *Kew Bull.* 46 (3) : 563-567.

FORSTER, P. I., 1992. — A taxonomic revision of *Sarcostemma* R. Br. subgenus *Sarcostemma* (*Asclepiadaceae* : *Asclepiadeae*) in Australia. *Austr. Syst. Bot.* 5 : 53-70.

GOOD, R., 1955. — Madagascar and New Caledonia, a problem in plant geography. *Blumea* 6 : 470-474.

GOOD, R., 1960. — On the geographical relationships of the Angiosperm flora of New Guinea. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.* 2 (8) : 205-226.

GREEN, P. S., 1979. — Observations on the Phytogeography of the New Hebrides, Lord Howe Island and Norfolk Island. *In Plants and Islands,* BRAMWELL, D. (Ed.), Academic Press.

GREEN, P. S., 1989. — Notes relating to the floras of Norfolk and Lord Howe Islands, III. *Kew Bull.* 45 (2) : 235-255.

GUILLAUMIN, A., 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie.* Phanérogames. Office de la Recherche Scientifique Coloniale, Paris.

GUILLAUMIN, A., 1954. — A propos de la répartition de quelques Phanérogames de Nouvelle-Calédonie et des Nouvelles-Hébrides. *C. R. Somm. Soc. Biogéogr.* 31 : 38-40.

GUILLAUMIN, A., 1957. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. B, 8 : 1-120.

GUILLAUMIN, A., 1962. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). II. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. B, 8 : 193-330.

GUILLAUMIN, A., 1964*a*. — L'endémisme en Nouvelle-Calédonie. *C. R. Somm. Soc. Biogéogr.* 358 : 67-75.

GUILLAUMIN, A., 1864*b*. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). III. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. B, 15 : 1-96.

GUILLAUMIN, A., 1967. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). IV. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. B, 15 : 97-132.

GUILLAUMIN, A., 1974. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952). V. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, sér. B, 22 : 1-36.

HAAS, J. E., 1977. — The Pacific species of *Pittosporum* Banks ex Gaertn. *Allertonia* 1 : 73-167.

HALLÉ, N., 1977. — Orchidacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 8 : 4-565.

HALLÉ, N., 1988. — Santalacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 15 : 99-153.

HANCOCK, I. R. & HENDERSON, C. P., 1988. — Flora of the Salomon Islands. *Research Bull.* n° 7. Dodo Creek Research Stat. Research Department. Ministry of Agriculture and Lands.

HARTLEY, T. G., 1982. — A revision of the genus *Sarcomelicope* (*Rutaceae*). *Austral. J. Bot.* 30 (3) : 359-372.

HEINE, H., 1976. — Acanthacées, Boraginacées et Solanacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 7 : 3-212.

HEINE, H., 1984. — Convolvulacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 13 : 3-91.

HUMBERT, H., 1965. — *Notice de la Carte de Madagascar.* Extrait des travaux de la Sect. Sc. et Tech. de l'Institut Français de Pondichéry, 156 p.

HÜRLIMANN, H., 1955. — Célastracées nouvelles ou critiques de la Nouvelle-Calédonie. *Candollea* 15 : 69-78.

JAFFRÉ, T., 1980. — Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle-Calédonie. *Coll. Trav. et Doc. de l'ORSTOM*, n° 124, 274 p.

JAFFRÉ, T. & VEILLON, J.-M., 1991. — La forêt sclérophylle de la Province Sud de la Nouvelle-Calédonie. *Rapp. Sciences de la Vie, Botanique*, n° 6 : 3-93 et annexes. Convention ORSTOM/Province Sud.

JANZEN, D. H., 1988. — Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystem. *In Biodiversity* : 133-137. E. D. WILSON, ed. National Academic Press, Washington.

JÉRÉMIE, J., 1988. — Hernandiacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 15 : 3-16.

KERN, J. H., 1974. — *Cyperaceae. Flora Malesiana*, sér. 1, 7 (3) : 435-753. Groningen.

KERSHAW, A. P., 1984. — *Late Cenozoic Plant Extinctions in Australia. In Quaternary Extinctions a prehistoric revolution*. P. MARTIN and R. KLEIN Ed., University Arizona Press.

KLACKENBERG, J., 1992. — Taxonomy of *Secamone* (*Asclepiadaceae*) in Asia and Australia. *Kew Bull.* 47 (4) : 595-612.

KOECHLIN, J., GUILLAUMET, J.-L. & MORAT, Ph., 1974. — *Flore et Végétation de Madagascar*. Vaduz, Kramer Ed., 687 p.

KOSTERMANS, A. J. G. H., 1963. — The identity of *Lethedon* Spreng. (*Thymeleaceae*). *J. Bot. Moscou* 48 (6) : 830-833.

KOSTERMANS, A. J. G. H., 1974. — Lauracées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 5 : 3-123.

KOSTERMANS, A. J. G. H., 1977. — Notes on Asiatic, Pacific and Australian *Diospyros* (*Ebenaceae*). *Blumea* 23 : 449-474.

LEENHOUTS, P. W., 1983. — Notes on the extra-australian species of *Dodonaea* (*Sapindaceae*). *Blumea* 28 (2) : 271-289.

LESCOT, M., 1980. — Flacourtiaceae. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 9 : 3-134.

LOWRY, P. P., 1986. — A systematic study of *Delarbrea* Vieill. (*Araliaceae*). *Allertonia* 4 (3) : 169-202.

MABBERLEY, D. J., 1987. — *The Plant Book : A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, 706 p.

MABBERLEY, D. J., 1988. — Méliacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 15 : 17-89.

MACKEE, H. S., 1984. — Une nouvelle espèce néo-calédonienne de *Terminalia* L. (*Combretaceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^{e} sér., 6, section B, *Adansonia*, n° 2 : 115-118.

MCPHERSON, G., 1991. — Euphorbiacées 2. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 17 : 3-30.

MCPHERSON, G. & TIREL, C., 1987. — Euphorbiacées 1. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 14 : 3-226.

MALAISSE, F., 1984. — Contribution à l'étude de l'écosystème forêt dense sèche (Muhulu) : structure d'une forêt dense sèche zambézienne des environs de Lubumbashi, Zaïre. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.* 117 : 428-458.

MARAIS, W. & COODE, M. J. R., 1978. — Liliacées. *Flore des Mascareignes* 183 : 1-41, Port-Louis.

MORAT, Ph., 1978. — Note sur les Graminées de la Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, sér. 2, 18 : 257-266.

MORAT, Ph., 1986. — Rappel historique du genre *Sterculia* L. en Nouvelle-Calédonie et réhabilitation du genre *Acropogon* Schltr. (*Sterculiaceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^{e} sér., 8, section B, *Adansonia*, n° 4 : 357-364.

MORAT, Ph., JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1981. — Les formations végétales, Pl. 15. *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*. ORSTOM, Paris.

MORAT, Ph., JAFFRÉ, T., VEILLON, J.-M. & MACKEE, H. S., 1986. — Affinités floristiques et considérations sur l'origine des maquis miniers de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^{e} sér., 8, section B, *Adansonia*, n° 2 : 133-182.

MORAT, Ph., VEILLON J.-M. & MACKEE, H. S., 1984. — Floristic Relationships of New Caledonian Rain Forest Phanerogams. *In Biogeography of the Tropical Pacific*, Edit. RADOVSKY, RAVEN & SOHMER. Association of Systematics Collections and Bernice P. Bishop Museum, Honolulu, Sp. Public., n° 72 : 71-128.

MÜLLER, I. H., 1990. — Goodéniacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 16 : 87-118.

MURPHY, P. G. & LUGO, A. E., 1986. — Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17 : 67-88.

NIELSEN, I., 1983. — Légumineuses-Mimosées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 12 : 1-103.

NIELSEN, I., GUINET, Ph. & BARETTA-KUIPERS, T., 1983-1984. — Studies in the Malesian, Australian and

Pacific *Ingeae* (*Leguminosae-Mimosoideae*) : the genera *Archidendropsis, Wallaceodendron, Paraserianthes* and *Serianthes*, Part I, II, III. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., section B, *Adansonia*, 5 : 303-329, 335-360 ; 6 : 79-111.

PARIS, J. P., 1981. — *Géologie de la Nouvelle-Calédonie. Un essai de synthèse*. Orléans, B.R.G.M.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Annales du Musée Colonial de Marseille*, 3ᵉ sér., 9, 268 p., Paris.

PICKARD, J., 1983. — Vegetation of Lord Howe Island. *Cunninghamia* 1 (2) : 133-266.

PODWOJEWSKI, P., 1992. — *Les vertisols à gypse de Nouvelle-Calédonie dans leur environnement pédologique*. Thèse U.L.P. Institut de Géologie, Strasbourg.

RAVEN, P. H., 1979. — *Plate tectonics and Southern Hemisphere Biogeography*. *In* LARSEN, K., Tropical Botany Academic Press : 1-24.

RODD, A. N., 1983. — Census of vascular flora of Lord Howe Island. *Cunninghamia*, 1 (2) : 269-280.

SCHMID, M., 1991. — Euphorbiacées 2. *Phyllanthus*. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 17 : 31-329.

SCHNELL, R., 1971. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux : les milieux, les groupements végétaux*. Gauthier-Villard, Paris.

SMITH, A. C., 1979-91. — *Flora Vitiensis Nova*, vol. I, II, III, IV, V. Pacific Tropical Garden, Hawaii.

SOEPADMO, E., 1977. — *Ulmaceae*. *Flora Malesiana* 1, sér. 1, 8 : 43-66.

SPECHT, R. L., 1981. — Major vegetation formations in Australia. *In* A. KEAST, *Ecological Biogeography of Australia*, part 2 : 163-298.

STEVENS, G. R., 1977. — Mesozoic biogeography of the South West Pacific and its relationships to plate tectonics. *Int. Symp. Geodyn. South West Pacific*, Nouméa 1976. Technop Ed. : 309-326.

SWAINE, M. D., LIEBERMAN, D. & HALL, J. B., 1990. — Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88 : 31-51.

UNESCO, 1973. — *Classification internationale et cartographie de la végétation*. Paris, 91 p + annexes.

VEILLON, J.-M., 1990. — Dilléniacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 16 : 3-86.

VEILLON, J.-M., 1992. — Présence du genre *Trigonostemon* Blume (*Euphorbiaceae*) en Nouvelle-Calédonie : description d'une espèce nouvelle *T. cherrieri* Veillon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4ᵉ sér., 14, section B, *Adansonia*, nº 1 : 53-60.

VILLIERS, J.-F., 1980. — Corynocarpacées-Olacacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 9 : 175-178 ; 179-187.

VIROT, R., 1956. — La Végétation Canaque. *Mém. Muséum Natl. Hist. Nat., Paris*, série B, tome 7, Botanique : 1-398.

VIROT, R., 1968. — Protéacées. *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances* 2 : 3-254.

WEBB, L. J., 1959. — A physionomic classification of Australian rain forests. *J. Ecol.* 47 : 551-570.

WELZEN, P. C. VAN, 1989. — *Guioa* Cav. (*Sapindaceae*) : Taxonomic, Phylogeny and Historical Biogeography. *Leiden Botanical Series*, vol. 12. Rijksherbarium/Hortus Botanicus, The Netherlands : 3-315.

WILLIS, J. C., 1988. — *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*. 8th ed. Cambridge University Press, 1245 p + LXVI.

WHITEMORE, T. C., 1975. — *Tropical rain forests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford.

ANNEXE I

Liste des espèces de la forêt sclérophylle de la Nouvelle-Calédonie

SYMBOLES UTILISÉS : E, endémique ; A, autochtone non endémique ; L, présente en forêt sclérophylle ; F, présente en forêt dense humide ; M, présente dans les maquis miniers ; X, présente dans différentes formations secondaires ou diverses.

Références herbiers : J. : Jaffré ; J.R. : Jaffré, Rigault ; M. : MacKee ; V. : Veillon.

Acanthacées					
Dicliptera					
D. caerulea (Forster f.) Schinz & Guillaumin	A	L			X
Justicia					
J. pinensis S. Moore	E	L	F		
Pseuderanthemum					
P. incisum Benoist	E	L			
P. repandum (Forster f.) Guillaumin	A	L	F		X
P. variabile (R. Br.) Radlk.	A	L		M	
Agavacées					
Cordyline					
C. fruticosa (L.) A. Chev.	A	L	F		X
Amaranthacées					
Deeringia					
D. arborescens (R. Br.) Druce	A	L	F		
Amaryllidacées					
Crinum					
C. asiaticum L.	A	L			X
Anacardiacées					
Euroschinus					
E. obtusifolius Engl.	E	L	F		
Semecarpus					
S. atra (Forster) Vieill.	E	L	F		
Annonacées					
Desmos					
D. lecardii (Guillaumin) R. E. Fries	E	L	F		
Polyalthia					
P. nitidissima (Dunal) Benth.	A	L	F		
Apocynacées					
Alstonia					
A. undulata Guillaumin	E	L	F	M	
Alyxia					
A. celastrinea (Baillon) Schltr. ex Guillaumin	E	L	F	M	
A. dolioliflora Guillaumin	E	L	F	M	
A. microcarpa Pancher ex Boit.	E	L	F	M	
A. pseudoserpentina Boit.	E	L	F		
A. stellata (Forster f.) Roemer & Schultes	A	L	F	M	
A. torqueata (Baillon) Guillaumin	E	L	F		
A. sp. (*V.6575*)	E	L			
Artia					
A. brachycarpa (Baillon) Boit.	E	L		M	
Carissa					
C. ovata R. Br.	A	L			X
Cerbera					
C. manghas L.	A	L	F		X
Melodinus					
M. celastroides Baillon	E	L		M	
M. phylliraeoides Labill.	E	L		M	
M. scandens Forster & Forster f.	E	L			X
Ochrosia					
O. inventorum L. Allorge	E	L			
Parsonsia					
P. brachiata Baillon	E	L	F		
P. catalpaecarpa Baillon	E	L	F	M	
P. franchetii Baillon	E	L	F	M	
P. pachycarpa Guillaumin	E	L	F		
P. populifolia Baillon	E	L	F		
P. scabra (Labill.) Markgraf	E	L	F		
Rauvolfia					
R. semperflorens (Muell. Arg.) Schltr.	E	L	F	M	
Aracées					
Epipremnum					
E. pinnatum (L.) Engl.	A	L	F		X
Araliacées					
Delarbrea					
D. paradoxa Vieill.	A	L	F		
Meryta					
M. macrocarpa Baillon	E	L	F		
Polyscias					
P. austrocaledonicus (Baillon) Harms	E	L	F		
P. sp. (*J.2902*)	E	L			
Schefflera					
S. apioidea Baillon	E	L	F		
S. golip Baillon	E	L	F		

Asclépiadacées

Gymnema					
G. sylvestre (Retz.) R. Br. ex Schultes	A	L			X
Hoya					
H. neocaledonica Schltr.	E	L	F		
Sarcolobus					
S. retusus Schumann	A	L			X
Sarcostemma					
S. viminale (L.) R. Br.	A	L		M	
Secamone					
S. elliptica R. Br.	A	L	F	M	
Tylophora					
T. anisotomoides Schltr.	E	L	F		
T. biglandulosa (Endl.) F. Muell.	A	L	F		

Balanophoracées

Balanophora					
B. fungosa Forster & Forster f.	A	L	F		

Boraginacées

Cordia					
C. dichotoma Forster f.	A	L			X

Césalpiniacées

Caesalpinia					
C. bonduc (L.) Roxb.	A	L	F		X
C. crista L.	A	L	F		
C. schlechteri Harms	E	L	F		
Cynometra					
C. ramiflora L.	A	L			X
Mezoneuron					
M. montrouzieri Guillaumin	E	L	F	M	

Campanulacées

Wahlenbergia					
W. gracilis (Forster f.) A. DC.	A	L		M	

Capparacées

Capparis					
C. artensis Montr.	E	L		M	
C. neocaledonica Vieill. ex Schltr.	E	L			

Casuarinacées

Casuarina					
C. collina Poisson	E	L		M	X

Célastracées

Celastrus					
C. subspicatus Hook. f.	A	L			X
Elaeodendron					
E. curtipendulum Endl.	A	L	F		
Maytenus					
M. fournieri (Pancher & Sébert) Loes.	E	L	F	M	
Pleurostylia					
P. opposita (Willd.) Alston	A	L		M	

Combrétacées

Terminalia					
T. cherrieri MacKee	E	L			
T. novocaledonica Däniker	E	L		M	
T. rubricarpa Baker f.	E	L			X

Composées

Glossocardia					
G. bidens (Retz.) Veldk.	A	L		M	
Lagenophora					
L. billardieri Cass.	A	L			X
L. lanata A. Cunn.	A	L			X
Pterocaulon					
P. redolens (Forster ex Willd.) Fernandez-Villar	A	L			X
P. serrulatum (Montr.) Guillaumin	E	L		M	

Connaracées

Santaloides					
S. vieillardii Schellenb.	E	L	F		

Convolvulacées

Dichondra					
D. repens Forster & Forster f.	A	L			X
Evolvulus					
E. alsinoides (L.) L.	A	L			X
Ipomoea					
I. cairica (L.) Sweet	A	L			X
Turbina					
T. inopinata Heine	E	L			

Corynocarpacées

Corynocarpus					
C. dissimilis Hemsley	E	L	F		

Cucurbitacées

Melothria					
M. pentaphylla Naudin	E	L			

Cunoniacées

Codia					
C. microphylla Vieill. ex Guillaumin	E	L		M	

Cypéracées

Bulbostylis					
B. barbata (Rottb.) C. B. Clarke	A	L			X
Carex					
C. brunnea Thunb.	A	L	F	M	
Cyperus					
C. difformis L.	A	L			X
C. gracilis R. Br.	A	L			X
Fimbristylis					
F. neocaledonica C. B. Clarke	E	L		M	
F. ovata (Burm. f.) Kern	A	L		M	
F. polytrichoides (Retz.) R. Br.	A	L			X

Gahnia					
G. aspera (R. Br.) Sprengel	A	L		M	
Scleria					
S. brownii Kunth	A	L		M	
S. neocaledonica Rendle	E	L		M	

Dilléniacées

Tetracera					
T. billardieri Martelli	E	L	F		X

Dioscoréacées

Dioscorea					
D. bulbifera L.	A	L	F		X

Ebénacées

Diospyros					
D. elliptica (Forster & Forster f.) P. Green	A	L	F		
D. fasciculosa (F. Muell.) F. Muell.	A	L	F		
D. impolita F. White	E	L			
D. minimifolia F. White	E	L			
D. olen Hiern	A	L	F		
D. pancheri Kosterm.	E	L	F		
D. perplexa F. White	E	L			
D. pustulata F. White	E	L			
D. veillonii F. White	E	L			
D. yaouhensis (Schltr.) Kosterm.	E	L	F		
D. sp. (V.7386)	E	L			

Erythroxylacées

Erythroxylum					
E. novocaledonicum O. Schulz	E	L		M	

Euphorbiacées

Acalypha					
A. pancheriana Baillon	E	L	F		X
Aleurites					
A. moluccana (L.) Willd.	A	L	F		X
Baloghia					
B. inophylla (Forster f.) P. Green	A	L	F	M	
Bocquillonia					
B. brachypoda Baillon	E	L		M	
B. grandidens Baillon	E	L	F		
B. sessiliflora Baillon	E	L	F	M	
Breynia					
B. disticha Forster & Forster f.	A	L		M	
Claoxylon					
C. insulanum Muell. Arg.	E	L	F	M	
Cleidion					
C. claoxyloides Muell. Arg.	E	L	F		
C. verticillatum Baillon	E	L	F		
Cleistanthus					
C. stipitatus (Baillon) Muell. Arg.	E	L	F	M	
Codiaeum					
C. peltatum (Labill.) P. Green	A	L		M	
Croton					
C. insularis Baillon	A	L	F	M	
Drypetes					
D. deplanchei (Brongn. & Gris) Merr.	A	L	F		
Fontainea					
F. pancheri (Baillon) Heckel	A	L	F		
Glochidion					
G. billardieri Baillon	E	L	F		X
G. caledonicum Muell. Arg.	E	L	F		X
Mallotus					
M. repandus (Willd.) Muell. Arg.	A	L	F		X
Omalanthus					
O. nutans (Forster f.) Guillemin	A	L			X
O. schlechteri Pax & K. Hofm.	E	L	F		X
Phyllanthus					
P. aeneus Baillon	E	L	F	M	
P. chamaecerasus Baillon	E	L	F		
P. chrysanthus Baillon	E	L	F	M	
P. conjugatus M. Schmid	E	L		M	
P. deplanchei (Baillon) Muell. Arg.	E	L			
P. faguetii Baillon	E	L	F		
P. loranthoides Baillon	E	L	F	M	
P. macrochorion Baillon	E	L	F		
P. pindaiensis M. Schmid	E	L			
P. unifoliatus M. Schmid	E	L			
Trigonostemon					
T. cherrieri Veillon	E	L			

Flacourtiacées

Casearia					
C. deplanchei Sleumer	E	L		M	
C. silvana Schltr.	E	L	F	M	
Homalium					
H. deplanchei (Vieill.) Warb.	E	L		M	
H. leratiorum Guillaumin	E	L		M	
Xylosma					
X. pancheri Guillaumin	E	L		M	

Flagellaraciées

Flagellaria					
F. indica L.	A	L	F	M	

Gentianacées

Centaurium					
C. spicatum (L.) Fritsch	A	L			X

Goodéniacées

Scaevola					
S. montana Labill.	A	L		M	

Graminées

Ancistrachne					
A. numaeensis (Bal.) S. T. Blake	E	L			
Aristida					
A. novaecaledoniae Henrard	E	L		M	X
Brachiaria					
B. reptans (L.) C. Gardner & Hubbard	A	L			X

Digitaria					
D. montana Henrard	E	L		M	X
Leptochloa					
L. decipiens (R. Br.) Stapf ex Maiden	A	L			X
Oplismenus					
O. compositus (L.) Pal.	A	L	F		
O. hirtellus (L.) Pal.	A	L	F		
Oryza					
O. sp. (*V.7502*)	E	L			
Paspalidium					
P. elegantulum (Mez) Henrard	E	L			X
Setaria					
S. austrocaledonica (Balansa) A. Camus	E	L		M	
Sporobolus					
S. creber De Nardi	A	L			X

Guttifères

Garcinia					
G. neglecta Vieill.	E	L	F	M	
G. puat Guillaumin	E	L	F		
Mammea					
M. neurophylla (Schltr.) Kosterm.	E	L	F		

Hernandiacées

Gyrocarpus					
G. americanus Jacq.	A	L	F		
Hernandia					
H. cordigera Vieill.	E	L	F		

Juncacées

Juncus					
J. pauciflorus R. Br.	A	L			X

Labiées

Plectranthus					
P. forsteri Benth.	A	L			X
P. parviflorus Willd.	A	L		M	

Lauracées

Cassytha					
C. filiformis L.	A	L		M	
Cryptocarya					
C. chartacea Kosterm.	E	L	F		
C. lifuensis Guillaumin	E	L	F		
C. schmidii Kosterm.	E	L	F		

Liliacées

Dianella					
D. adenanthera (Forster f.) M. R. Henderson	A	L		M	
D. intermedia Endl.	A	L	F		X
D. plicata Schlittler	E	L			X

Loganiacées

Fagraea					
F. berteroana A. Gray	A	L	F		X
Geniostoma					
G. densiflorum Baillon	E	L	F	M	X
G. sp. (*V.1332*)	E	L	F		

Malpighiacées

Ryssopteris					
R. timoriensis (A. DC.) Jussieu	A	L		M	

Méliacées

Aglaia					
A. elaeagnoidea (Jussieu) Benth.	A	L	F		
Dysoxylum					
D. bijugum (Labill.) Seemann	A	L	F	M	
D. rufescens Vieill. ex Pancher & Sébert	E	L	F	M	

Ménispermacées

Hypserpa					
H. neocaledonica Diels	A	L	F		
H. vieillardii Diels	E	L	F	M	
Pachygone					
P. loyaltiensis Diels	E	L	F	M	
P. vieillardii Diels	E	L		M	

Mimosacées

Acacia					
A. spirorbis Labill.	A	L		M	X
Albizia					
A. guillainii Guillaumin	E	L			
Archidendropsis					
A. fournieri (Vieillard) Nielsen	E	L	F		
A. paivana (Fourn.) Nielsen	E	L	F	M	

Moracées

Ficus					
F. fraseri Miq.	A	L			X
F. habrophylla Bennett ex Seemann	A	L			X
F. microcarpa L. f.	A	L	F		
F. mutabilis Bureau	E	L	F	M	
F. obliqua Forster	A	L	F		
F. prolixa Forster	A	L	F		
F. virgata Reinw.	A	L	F		
Maclura					
M. cochinchinensis (Lour.) Corner	A	L			X
Malaisia					
M. scandens (Lour.) Planchon	A	L	F		X
Streblus					
S. pendulinus (Endl.) F. Muell.	A	L	F		X

Myoporacées

Myoporum					
M. tenuifolium Forster & Forster f.	A	L		M	X

Myrsinacées

Maesa					
M. novocaledonica Mez	E	L	F		X

Rapanea					
R. lecardii Mez	E	L	F		
R. novocaledonica Mez	E	L			

Myrtacées

Austromyrtus					
A. diversifolia (Brongn. & Gris) Burret	E	L	F		
A. horizontalis (Pancher ex Brongn. & Gris) Burret	E	L			
A. lotoides (Vieill. ex Guillaumin) Burret	E	L			
A. sp.1 (*V.6578*)	E	L			
A. sp.2 (*V.6853*)	E	L			
A. sp.3 (*J.2535*)	E	L		M	
A. sp.4 (*V.7039*)	E	L			
A. sp.5 (*J.R.2990*)	E	L			
Baeckea					
B. virgata (Forster & Forster f.) Andrews	A	L		M	X
Cleistocalyx					
C. pennelii (Guillaumin) Merr.	E	L	F		
Cloezia					
C. artensis (Montr.) Thorne	E	L		M	
Eugenia					
E. balansae Guillaumin	E	L		M	
E. bullata Pancher	E	L	F		
E. daenikeri Guillaumin	E	L		M	
E. ericoides Guillaumin	E	L		M	
E. gacognei Montr.	E	L		M	
E. noumeensis Guillaumin	E	L			
E. oraria Guillaumin	E	L		M	
E. ouentoroensis Guillaumin	E	L			
E. pauper Guillaumin	E	L	F		
E. sp.1 (*M.25017*)	E	L		M	
E. sp.2 (*V.7019*)	E	L			
E. sp.3 (*V.7123*)	E	L			
E. sp.4 (*V.7152*)	E	L			
Syzygium					
S. densiflorum Brongn. & Gris	E	L	F		
S. lateriflorum Brongn. & Gris	E	L	F		
S. sp.1 (*V.6608*)	E	L			
S. sp.2 (*M.32958*)	E	L			
Uromyrtus					
U. sp. (*V.6579*)	E	L			

Nyctaginacées

Boerhavia					
B. diffusa L.	A	L	F		X
Calpidia					
C. pancheriana Heimerl	E	L	F		
Pisonia					
P. aculeata L.	A	L	F		
P. artensis (Montr.) Heimerl	E	L	F		
P. grandis R. Br.	A	L	F		X

Olacacées

Ximenia					
X. americana L.	A	L			X

Oléacées

Jasminum					
J. didymum Forster & Forster f.	A	L	F	M	
J. leratii Schltr.	E	L		M	
J. noumeense Schltr.	E	L			
Olea					
O. paniculata R. Br.	A	L	F	M	

Ombellifères

Centella					
C. asiatica (L.) Urban	A	L			X

Orchidacées

Dendrobium					
D. casuarinae Schltr.	A	L	F		
D. macropus (Endl.) Reichb. f. ex Lindley	A	L	F		
D. mortii F. Muell.	A	L	F		
D. sylvanum Reichb. f.	A	L	F		
D. verruciferum Reichb. f.	E	L		M	
Drymoanthus					
D. minimus (Schltr.) Garay	E	L	F		
Geodorum					
G. densiflorum (Lam.) Schltr.	A	L		M	
Luisia					
L. teretifolia Gaudich.	A	L	F		
Nervilia					
N. aragoana Gaudich.	A	L	F		
Pterostylis					
P. ophioglossa R. Br.	E	L			X
Sarcochilus					
S. hillii (F. Muell.) F. Muell.	A	L	F		
Taeniophyllum					
T. fasciola (Forster f.) Reichb. f.	A	L	F		

Oxalidacées

Oxalis					
O. corniculata L.	A	L			X

Pandanacées

Pandanus					
P. pedunculatus R. Br.	A	L			X
P. tectorius Parkinson	A	L			X

Papilionacées

Abrus					
A. precatorius L.	A	L	F		X
Arthroclianthus					
A. microbotrys Hochr.	E	L	F		
A. sp. (*V.6971*)	E	L			
Canavalia					
C. favieri Nielsen	E	L			
C. rosea (Sw.) DC.	A	L			X
Dendrolobium					
D. umbellatum (L.) Benth.	A	L			X
Derris					
D. trifoliata Lour.	A	L			X
Desmodium					

D. rhytidophyllum F. Muell.	A	L			X
Indigofera					
I. australis Willd.	A	L			X
Ormocarpum					
O. orientale (Spreng.) Merr.	A	L		M	X
Sophora					
S. sp. (*V.6573*)	E	L		M	

Passifloracées

Passiflora					
P. aurantia Forster	A	L	F		X
P. barclayi (Seemann) Masters	A	L		M	

Philésiacées

Geitonoplesium					
G. cymosum (R. Br.) Cunn. ex Hook.	A	L	F		

Phytolaccacées

Phytolacca					
P. octandra L.	A	L	F		X

Pipéracées

Peperomia					
P. sp. (*V.6429*)	E	L			
Piper					
P. austrocaledonicum C. DC.	A	L	F		

Pittosporacées

Pittosporum					
P. gatopense Guillaumin	E	L		M	
P. gomonenense Guillaumin	E	L		M	
P. pancheri Brongn.	E	L	F		
P. suberosum Pancher ex Brongn. & Gris	E	L			
P. sp. (*V.6860*)	E	L			

Plumbaginacées

Plumbago					
P. zeylanica L.	A	L			X

Protéacées

Stenocarpus					
S. trinervis (Montr.) Guillaumin	E	L	F	M	

Renonculacées

Clematis					
C. glycinoides A. DC.	A	L		M	X

Rhamnacées

Alphitonia					
A. neocaledonica (Schltr.) Guillaumin	E	L	F	M	X
Colubrina					
C. asiatica (L.) Brongn.	A	L			X
Emmenosperma					
E. pancherianum Baillon	E	L			
Gouania					
G. leratii Schltr.	E	L		M	
Rhamnella					
R. vitiensis (Benth.) A. C. Smith	A	L			X
Ventilago					
V. pseudocalyculata Guillaumin	E	L	F		

Rubiacées

Atractocarpus					
A. sp. (*M.41192*)	E	L			
Captaincookia					
C. margaretae Hallé	E	L			
Dentella					
D. repens Forster & Forster f.	A	L			X
Gardenia					
G. urvillei Montr.	E	L		M	
Geophila					
G. repens (L.) I. M. Johnston	A	L			X
Guettarda					
G. noumeana Baillon	E	L			
G. sp. (*V.6915*)	E	L			
Ixora					
I. cauliflora Montr.	E	L	F		
I. collina (Montr.) Beauv.	A	L	F	M	
Morinda					
M. citrifolia L.	A	L	F	M	X
M. collina Schltr.	E	L		M	
M. forsteri Seemann	A	L	F		
M. glaucescens Schltr.	E	L		M	
M. mollis A. Gray	A	L		M	X
Pavetta					
P. opulina A. DC.	A	L	F		
Psychotria					
P. collina Labill.	A	L	F	M	
P. coptosperma (Baillon) Guillaumin	E	L		M	
P. deverdiana Guillaumin	E	L		M	
P. semperflorens (Baillon) Pancher ex Beauv.	E	L	F	M	
P. speciosa (Montr.) S. Moore	E	L	F	M	
P. sp. (*V.7349*)	E	L			
Psydrax					
P. odorata (Forster f.) A. C. Smith & Darwin	A	L		M	
Spermacoce					
S. assurgens Ruiz & Pavon	A	L			X

Rutacées

Acronychia					
A. laevis Forster & Forster f.	A	L		M	X
Geijera					
G. balansae (Baillon) Schinz & Guillaumin	E	L	F		
G. cauliflora Baillon	E	L		M	
Halfordia					
H. kendac (Montr.) Guillaumin	A	L	F	M	X
Micromelum					
M. minutum (Forster & Forster f.) Wight & Arn.	A	L	F		
Murraya					
M. crenulata Oliver	A	L	F		
M. paniculata (L.) Jacq.	A	L	F		

Oxanthera					
O. sp. (*V.7005*)	E	L			
Sarcomelicope					
S. leiocarpa (P. Green) T. Hartley	E	L	F		
S. simplicifolia (Endl.) T. Hartley	A	L		M	
Zanthoxylum					
Z. pancheri P. Green	E	L	F	M	
Zieridium					
Z. gracile Baillon	E	L		M	
Z. melicopaefolium Guillaumin	E	L	F	M	
Z. sp.1 (*V.6872*)	E	L		M	
Z. sp.2 (*V.7361*)	E	L			
Santalacées					
Santalum					
S. austrocaledonicum Vieill.	E	L	F	M	
Sapindacées					
Alectryon					
A. carinatum Radlk.	E	L	F		
Allophylus					
A. timoriensis (A. DC.) Blume	A	L			X
Arytera					
A. arcuata Radlk.	E	L	F		
A. chartacea Radlk.	E	L	F		
A. collina (Pancher & Sébert) Radlk.	E	L			
A. lepidota Radlk.	E	L	F	M	
Cossinia					
C. trifoliata (Baillon) Radlk.	E	L		M	
Cupaniopsis					
C. globosa Adema	E	L			
C. glomeriflora Radlk.	E	L	F	M	
C. grisea Adema	E	L	F		
C. pennelii Guillaumin	E	L	F		
C. trigonocarpa Radlk.	E	L	F		
Dodonaea					
D. viscosa (L.) Jacq.	A	L		M	X
Elattostachys					
E. apetala (Labill.) Radlk.	E	L	F		
E. incisa Radlk.	E	L	F		
Guioa					
G. gracilis (Pancher & Sébert) Radlk.	E	L	F		
Harpullia					
H. austrocaledonica Baillon	E	L	F		
Podonephelium					
P. homei (Seemann) Radlk.	E	L	F	M	
Sapotacées					
Leptostylis					
L. filipes Benth.	E	L		M	
L. sp. (*V.6850*)	E	L			
Manilkara					
M. dissecta (L.) Dubard	E	L	F		
Mimusops					
M. elengi L.	A	L	F		
Planchonella					
P. cinerea (Pancher) Royen	E	L			
P. sp. (*V.6585*)	E	L			
Simaroubacées					
Soulamea					
S. tomentosa Brongn. & Gris	E	L	F	M	
Smilacacées					
Smilax					
S. sp. (*V.6882*)	E	L			
Solanacées					
Duboisia					
D. myoporoides R. Br.	A	L	F		X
Solanum					
S. actephilum Guillaumin	E	L	F		X
S. camptostylum Bitter	E	L	F		X
S. hugonis Heine	E	L			
S. pancheri Guillaumin	E	L			X
S. pseuderanthemoides Schltr.	E	L	F		
S. tetrandrum R. Br.	A	L		M	X
Sterculiacées					
Acropogon					
A. bullatus (Pancher & Sébert) Morat	E	L	F		
Maxwellia					
M. lepidota Baillon	E	L	F	M	
Melochia					
M. odorata L. f.	A	L			X
Waltheria					
W. indica L.	A	L			X
Taccacées					
Tacca					
T. leontopetaloides (L.) Kuntze	A	L	F		X
Thyméléacées					
Lethedon					
L. tannensis Sprengel	E	L	F	M	
Wikstroemia					
W. indica (L.) Meyer	A	L	F	M	X
Tiliacées					
Grewia					
G. crenata (Forster) Schinz & Guillaumin	A	L	F		X
Ulmacées					
Celtis					
C. balansae Planchon	E	L	F		
C. conferta Planchon	A	L		M	
C. paniculata (Endl.) Planchon	A	L	F		
Trema					
T. cannabina Lour.	A	L			X
Verbénacées					
Clerodendrum					
C. inerme (L.) Gaertner	A	L			X
Oxera					
O. balansae Dubard	E	L	F		

O. pancheri Dubard	E	L	F		
O. sulfurea Dubard	E	L	F		
O. sp. (*V.6396*)	E	L			
Premna					
P. foetida Reinw.	A	L		M	
P. serratifolia L.	A	L	F	M	
Vitex					
V. rotundifolia L. F.	A	L			X
V. trifolia L.	A	L			X
V. sp. (*V.7016*)	E	L			

Violacées					
Hybanthus					
H. ilicifolius (Vieill.) Schinz & Guillaumin	E	L	F	M	
Vitacées					
Cissus					
C. glaucoramea Griseb.	A	L	F		X

ANNEXE II

Liste des genres néocalédoniens de la forêt sclérophylle et leur distribution phytogéographique mondiale

Symboles utilisés : 1, présent dans la région; 2, concentration d'espèces dans la région; 3, 4, 5 (dans la colonne Afrique) signifie respectivement Madagascar, Mascareignes, Seychelles. Lettres (dans la colonne Type de Distribution) : A, Pantropical; B, Néo-calédonien; C, Paléotropical; D, Indo-Australien; E, Endémique; F, Indo-Malésien; G, Malésiano-Papou; H, Australien; I, Australo-Papou; J, Pacifique-Subantarctique; K, Subantarctique; L, Pacifique.

L'ordre des genres est le même que celui de l'Annexe I.

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Dicliptera	1	1	1	1	1	1					1		1	1	1	A	
Justicia	1	1	1	1	1	1									1	A	
Pseuderanthemum	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1			1	A	
Cordyline	3	1	1	1	1				1	1				1	1	K	
Deeringia	3	1	1	1	1	1	1				1	1				C	
Crinum	2	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Euroschinus				1	1											I	2
Semecarpus		1	1	1	1	1	1				1	1		1		G	
Desmos			1	1	1											I	
Polyalthia	3	1	2	1	1	1	1				1	1		1		C	
Alstonia	1		1	1	1	1	1				1		1	1		C	
Alyxia	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		C	
Artia		1	1													B	2
Carissa	1	1	1		1		1									C	

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Cerbera	3	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Melodinus		1	1	1	1	1	1		1		1			1		D	
Ochrosia	4	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1		D	
Parsonsia		1	1	1	1	1	1	1		1	1					D	
Rauvolfia	1	1	1	1	1	1						1			1	A	
Epipremnum		1	2	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Delarbrea			1	1	1	1	1									B	2
Meryta				1		1	1		1	1	1	1	1	1		L	2
Polyscias	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1		1		C	
Schefflera	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1		1	1	A	
Gymnema	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1		C	
Hoya		1	1	1	1	1	1				1	1		1		D	
Sarcolobus		1	1	1		1						1				F	
Sarcostemma	1	1	1		1		1									C	
Secamone	1	1	1	1	1		1									C	
Tylophora	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1		1		C	
Balanophora	1	1	1	1	1		1				1	1	1			C	
Cordia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Caesalpinia	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Cynometra	1	1	1	1	1	1					1	1			1	A	
Mezoneuron	1	1	1	1	1	1						1				C	
Wahlenbergia	2	1	1	1	1			1	1	1				1	1	K	
Capparis	3	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Casuarina	1	1	1	2	1	1	1				1	1	1	1		C	
Celastrus	3	2	1	1	1						1	1			1	A	
Elaeodendron	1	1	1	1			1	1	1		1				1	A	
Maytenus	1	1	1	1	1						1	1	1	1	1	A	
Pleurostylia	1	1	1	1	1											C	
Terminalia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Glossocardia		1	1		1		1				1	1				D	
Lagenophora		1	1	1	1					2					1	J	
Pterocaulon		1	1	1	1										1	A	
Santaloides		1	1	1	1	1	1				1			1		D	
Dichondra	1	1	1		1				1	1					1	A	
Evolvulus	1	1	1	1	1		1				1	1			1	A	
Ipomoea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Turbina	1														1	K	
Corynocarpus				1	1		1			1						I	
Melothria	1	1	1	1	1	1	1								1	A	
Codia																E	
Bulbostylis	1	1	1	1	1										1	A	
Carex	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Cyperus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Fimbristylis	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	A	

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Gahnia		1	1	1	2		1	1		1	1	1	1			D	
Scleria	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Tetracera	1	1	1	1	1										1	A	
Dioscorea	1	1	1	1	1		1				1	1	1	1		C	
Diospyros	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Erythroxylum	1	1	1	1	1	1										C	
Acalypha	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Aleurites		1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Baloghia					1		1	1	1							B	2
Bocquillonia																E	
Breynia		1	1	1	1	1	1				1					D	
Claoxylon	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		C	
Cleidion	1	1	1	1	1	1	1				1				1	A	
Cleistanthus	1	1	2	1	1	1					1	1				C	
Codiaeum			1	1	1	1	1				1					I	
Croton	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Drypetes	2	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1			1	A	
Fontainea				1	1	1	1									I	
Glochidion	1	1	2	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Mallotus	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1		C	
Omalanthus		1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Phyllanthus	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Trigonostemon		2	1	1	1											F	
Casearia	2	1	1	1	1	1					1	1			1	A	
Homalium	1	1	1	1	1	1	1				1		1	1	1	A	
Xylosma	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	A	
Flagellaria	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1		1		C	
Centaurium		1	1		1		1		1		1				1	A	
Scaevola			1	1		1	1				1	1	1			L	
Ancistrachne			1		1						1					L	
Aristida	1	1	1	1	1		1				1		1		1	A	
Brachiaria	2	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Digitaria	1	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1	1	A	
Leptochloa	1	1	1	1	1	1									1	A	
Oplismenus	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Oryza	1	1	1	1	1										1	A	
Paspalidium	3	1	1	1	2										1	A	2
Setaria	1	1	1	1	1	1					1	1	1	1	1	A	
Sporobolus	1	1	1	1	1	1		1			1	1	1	1	1	A	
Garcinia	1	1	2	1	1	1	1				1	1		1		C	
Mammea	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Gyrocarpus	1	1	1	1	1	1	1				1		1	1	1	A	
Hernandia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Juncus	1	1	1	1	1			1		1						C	

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande .	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Plectranthus	2	1	1	1	1	1	1				1	1				C	
Cassytha	1	1	1	1	2	1	1				1	1	1	1		C	
Cryptocarya	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1		1	1	A	
Dianella	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	K	2
Fagraea		1	2	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Geniostoma	4	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1		C	2
Ryssopteris		1	1	1	1	1	1					1				I	
Aglaia		1	2	1	1	1	1				1	1		1		D	
Dysoxylum		1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1		D	
Hypserpa		1	1	1	1	1	1					1		1		D	
Pachygone		1	1	1	1						1	1				D	
Acacia	1	1	1	1	2	1	1				1	1		1	1	A	
Albizia	1	1	1	1	1	1	1					1			1	A	
Archidendropsis				1	1	1										B	2
Ficus	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Maclura		1	1	1	1											D	
Malaisia		1	1	1	1			1	1		1	1				D	
Streblus	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1		1	1		C	
Myoporum	4	1	1	1	2		1	1	1	1		1	1	1		C	
Maesa	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1		C	
Rapanea	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Austromyrtus				1	1		1									I	2
Baeckea		1	1	1	2	1										H	
Cleistocalyx		1	1	1	1			1			1					D	
Cloezia																E	
Eugenia	1		1	1	1	1	1			1	1	1		1	1	A	
Syzygium	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1		C	
Uromyrtus			1	1	1											B	2
Boerhavia	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	A	
Calpidia	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Pisonia	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Ximenia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Jasminum	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		C	
Olea	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1			C	
Centella	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1	1	A	
Dendrobium		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		D	
Drymoanthus					1					1						J	
Geodorum		1	1	1	1	1	1				1	1		1		D	
Luisia		1	1			1										D	
Nervilia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		C	
Pterostylis			1	1	1			1		1						H	
Sarcochilus		1	1	1	1	1					1		1			D	
Taeniophyllum	1	1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1		C	
Oxalis	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Pandanus	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1		C	
Abrus	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Arthroclianthus																E	
Canavalia	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Dendrolobium	1	1	1		1		1				1			1		C	
Derris	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1		A	
Desmodium	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Indigofera	2	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Ormocarpum	1	1	1	1	1	1	1				1	1				C	
Sophora	3	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	A	
Passiflora		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1	2	A	
Geitonoplesium			1	1	1	1	1	1	1		1					I	
Phytolacca	1	1	1									1			2	A	
Peperomia	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Piper	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Pittosporum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		C	2
Plumbago	1	1	1		1							1	1			C	
Stenocarpus			1	1	1											I	2
Clematis	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1			1	A	
Alphitonia		1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		D	
Colubrina	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Emmenosperma			1	1	1						1					I	
Gouania	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1		1	A	
Rhamnella		2	1	1	1		1				1			1		D	
Ventilago	1	1	1	1	1		1				1	1			1	A	
Atractocarpus								1								B	
Captaincookia																E	
Dentella		1	1	1	1							1	1			D	
Gardenia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		C	
Geophila	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Guettarda	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Ixora	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Morinda	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Pavetta	2	1	1	1	1		1									C	
Psychotria	2	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	A	
Psydrax	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		C	
Spermacoce	1		1	1		1	1				1	1	1		1	A	
Acronychia		1	1	1	2	1		1	1		1			1		H	
Geijera					1	1										I	
Halfordia			1	1	1	1	1									I	
Micromelum		1	1	1	1	1	1				1	1		1		D	
Murraya		1	1	1	1	1	1					1				C	
Oxanthera																E	

	Afrique	Asie	Malésie	Nouvelle-Guinée	Australie	Salomons	Nouvelles-Hébrides	Lord Howe	Norfolk	Nouvelle-Zélande	Fidji	Pacifique Nord	Polynésie	Samoa-Tonga	Amérique	Types de distribution	Nouvelle-Calédonie
Sarcomelicope					1		1	1	1		1					B	2
Zanthoxylum	1	1	1	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1	A	
Zieridium																E	
Santalum			1	1	1		1				1	1		1		I	
Alectryon		1	1	1	1		1			1	1	1		1		D	
Allophylus	1	1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	A	
Arytera		1	1	1	1					1			1			D	
Cossinia	4				1						1					K	
Cupaniopsis			1	1	1	1	1				1			1		I	
Dodonaea	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1		1	A	
Elattostachys			1	1	1	1	1				1	1		1		I	
Guioa		1	1	1	1	1	1	1			1			1		D	
Harpullia		1	1	1	1	1	1				1			1		D	
Podonephelium																E	
Leptostylis																E	
Manilkara	1	1	1	1	1		1				1	1		1	1	A	
Mimusops	1	1	1	1	1							1				C	
Planchonella		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		D	
Soulamea	5		1	1		1	1				1	1				K	2
Smilax	1	1	1	1	1	1	1	1			1	1		1	1	A	
Duboisia																H	
Solanum	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	A	
Acropogon																E	
Maxwellia																E	
Melochia	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	2	A	
Waltheria	1	1	1	1	1		1				1				1	A	
Tacca	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Lethedon					1											B	2
Wikstroemia		1	1	1	1	1	1		1		1	1	1	1		D	
Grewia	1	2	1	1	1		1				1	1	1	1		C	
Celtis	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	A	
Trema	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1	1	A	
Clerodendrum	1	1	1	1	1	1	1				1	1		1	1	A	
Oxera							1									B	2
Premna	1	1	1	1	1	1	1				1	1	1	1		C	
Vitex	2	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	A	
Hybanthus	1	1	1	1	1		1								1	A	
Cissus	1	1	1	1	1	1						1			1	A	

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **15**, 1993,
section B, *Adansonia*, nos 1-4 : 147-151.

Elattostachys (Blume) Radlk. (*Sapindaceae*) in New Caledonia

F. Adema

Summary : A new species of *Elattostachys* (*Sapindaceae*) is described. The proper name for the combined species *E. apetala*/*E. falcata* is given. A key to the *Elattostachys*-species of New Caledonia is given.

Résumé : Une espèce nouvelle d'*Elattostachys* (*Sapindaceae*) est décrite. Le nom correct du couple d'espèces *E. apetala* et *E. falcata* est donné. Une clef des espèces d'*Elattostachys* de la Nouvelle-Calédonie est donnée.

Frits Adema, Rijksherbarium/Hortus Botanicus, P.O.-Box 9514, 2300 RA Leiden, Nederland.

According to Radlkofer (1933) and Guillaumin (1948) three species of *Elattostachys* occur in New Caledonia, viz. : *E. apetala*, *E. falcata*, and *E. incisa*.

Among material collected on Mt. Dzumac a new species was discovered, which is described below.

A study of Pacific material of *E. apetala* and *E. falcata* proved these species to be synonymous (Adema, 1993).

Elattostachys dzumacensis Adema, *sp. nov.* — Fig. 1.

Arbuscula vel frutex ; foliolis lanceolatis acutis, domatiis marsupiiformibus ciliatis. Discus cristatus. Ovarium glabrum. Capsulae obovoideae ad globosae, endocarpio pilis dispersis patentibus obsito.

Type : *Bernardi 9517*, New Caledonia, Mt. Dzumac, 600 m, 8.7.1965 (holo-, P! ; iso-, B!, K!, L!).

Small trees or shrubs, 3 m high. Axial parts densely strigose. Flowering twigs 2-3 mm in diameter. Leaves (1-)4(-6)-jugate ; petiole 4-8 cm ; rachis (2.5-)6-11.5 cm ; both semiterete, strigose to almost glabrous. Leaflets alternate or subopposite, (narrowly) lanceolate, slightly asymmetric, 4.5-10.5 × 1.5-3 cm, index 2.1-4.7, chartaceous, glabrous above and below, midrib below thinly strigose, base cuneate to rounded, apex acute, margin entire, midrib not prominent above, nerves 10-13 per side, 5-15 mm apart, angle to midrib 45°-65°, domatia pocket-like, ciliate, rarely absent ; petiolule 2-7 mm, glabrous.

Inflorescences axillary, 3 cm, without branches or basally with 1 branch, in fruit 3-6 cm. Bracts and bracteoles narrowly triangular to deltoid, 0.4-0.5 × 0.2-0.4 mm, outside densely appressed-hairy, ciliate, inside thinly appressed-hairy. Pedicels 3.0 mm. Sepals 5, free, not petaloid, equal, deltoid, 0.6-0.7 × 0.6-0.9 mm, outside appressed-hairy, inside with few hairs at the base. Petals 5, broadly funnel-shaped, 0.9-1.0 × 1.0-1.2 mm, outside with few hairs at the

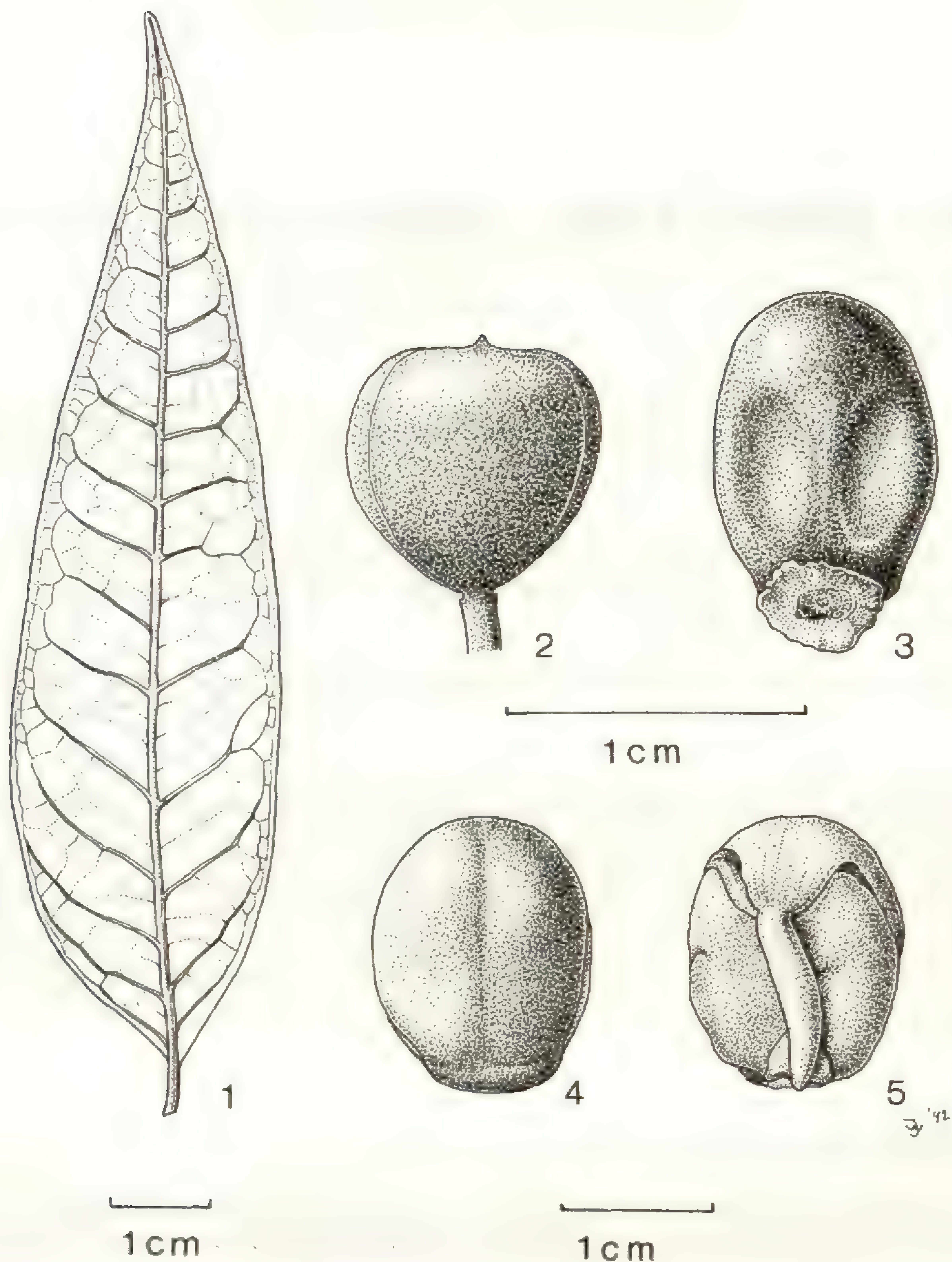


Fig. 1. — **Elattostachys dzumacensis** : **1**, leaflet lower side ; **2**, fruit ; **3**, seed ; **4**, embryo abaxial view ; **5**, embryo adaxial view. (After *Bernardi 9517*).

claw, ciliate, inside glabrous, auricles with long hairs. Disc 0.7 mm high, apically with a thin coronate rim, glabrous. Staminodes 8 ; filaments 1.0 mm, glabrous ; anthers 1.4 mm, glabrous. Ovary glabrous outside, style 0.7 mm, stigma 0.6 mm, 3-lined. Fruits obovoid to globular, rounded deltoid in cross section, 18-20 × 12-18 mm, wall 1.5-1.7 mm thick, outside glabrous, inside with scattered patent hairs. Seeds obovoid, 10-12 × 5-7 mm, sarcotesta transversely elliptic or semicircular, reaching up to 1/10 ; both cotyledons tapering in a long point, folded towards the rootlet.

Fieldnotes. — Ecological notes : Mesophyl forests on serpentine, 400-900 m. Fl. : March ; fr. : June to November. — Additional descriptive notes : Leaflets dark glossy green on both sides. Petals white or pink. Anthers clear red. Fruit green.

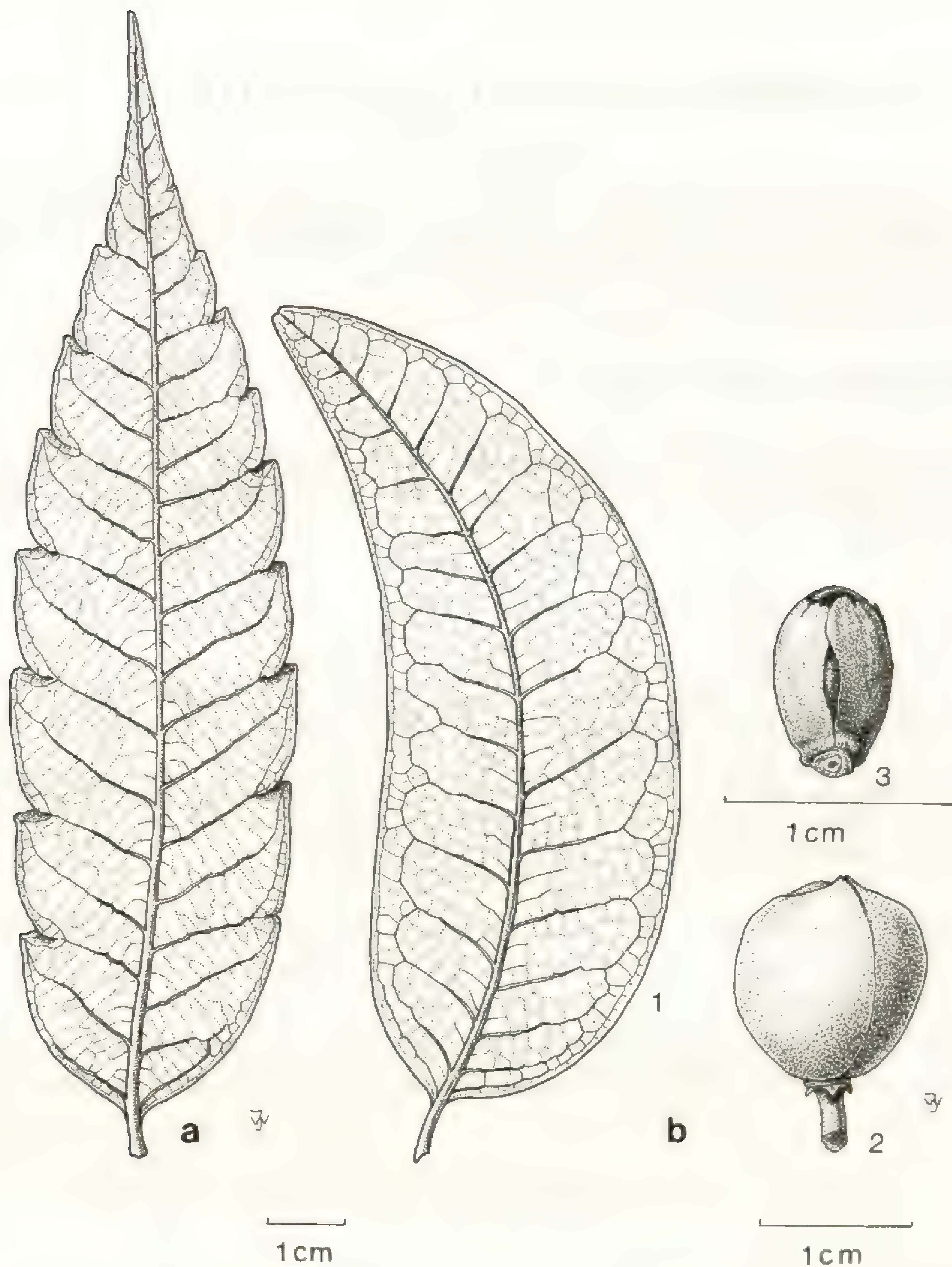


Fig. 2. — **a**, **Elattostachys incisa** : Leaflet lower side. (After *Mus. Neocal. 219*). — **b**, **Elattostachys apetala** : **1**, Leaflet lower side; **2**, fruit; **3**, seed. (After *MacKee 21363*).

Specimens examined : *Bernardi 9517*, Mt. Dzumac (type); *Hürlimann 1091*, vallée de la Dumbéa sur le Mt. Couvélée en allant au Mt. Dzumac; *Jaffré 649*, Route de Dzumac; *MacKee 4380*, Dzumac track above valley of Couvélée river; *19585*, sentier du Dzumac; *41446*, piste du Dzumac; *Suprin 1471*, Mt. Dzumac; *Veillon 2152*, Mt. Dzumac; *Webster & Hildreth 14629*, ca. Dumbéa, SE ridges of Mts Kouvélée.

ELATTOSTACHYS APETALA AND E. FALCATA

In an article on the Fijian species of *Elattostachys* I demonstrated that *E. apetala* and *E. falcata* are synonymous (ADEMA, 1993). The epithet *apetala* is the older of the two, and the proper name of the combined species has to be :

Elattostachys apetala (Labill.) Radlk.

Sapind. Holl.-Ind. : 42 (1879); Sitzungsber. Math.-Phys. Kl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. Münch. 9 : 531 (1879); *in* ENGLER, Pflanzenr. 98 : 1267 (1933); GUILLAUMIN, Fl. Nouv.-Caléd. : 201 (1948).

Cupania apetala LABILL., Sert. Austro-Caled. 2 : 72, *tab.* 73 (1825). — Type : *Labillardière s.n.*, New Caledonia (*non vidi*).
Cupania falcata A. GRAY, Bot. U.S. Expl. Exped. 1 : 252 (1854).
— *Elattostachys falcata* (A. GRAY) RADLK., Sapind. Holl.-Ind. : 42 (1879); GUILLAUMIN, Fl. Nouv.-Caléd. : 201 (1948); A. C. SMITH, Fl. Viti. 3 : 609 (1985). — Lectotype (A. C. SMITH, 1985) : *U.S. Exped. s.n.* (holo-, US 17734; iso-, A?).
Elattostachys apetala (LABILL.) RADLK. fa. *robustior* RADLK., Sitzungsber. Math.-Phys. Kl. Königl. Bayer. Akad. Wiss. Münch. 9 : 602 (1879); *in* ENGLER, Pflanzenr. 98 : 1268 (1933). — Type : *Balansa 2259*, Sud de Table Unio, 12.1869 (holo-, P!).

Among the New Caledonian material of *E. apetala* several specimens (*Balansa 2259, Deplanche 281D, MacKee 6483, Veillon 4783*) with rather wide leaflets can be found. The width of the leaflets of these specimens is 5-8 cm, in more typical *E. apetala* the width is 2-5 cm. As there is no other difference between these specimens and other *E. apetala*-specimens, the present author thinks it unnecessary to keep them separate at the forma-level as done by RADLKOFER.

KEY TO THE *Elattostachys* SPECIES IN NEW CALEDONIA

1. Leaflets entire. Twigs strigose. Fruits outside glabrous 2
1'. Leaflets grossly dentate to almost lobed (Fig. 2, *a*). Twigs short-tomentose, with scattered longer hairs. Fruits outside thinly hairy .... *E. incisa* Radlk.

2. Leaflets ovate to lanceolate (Fig. 2, *b 1*), 5.5-27 × 2-8 cm, usually with 1 large saccate domatium, rarely without or with 2 or 3 domatia. Ovary hairy. Fruit wall inside tomentose. Seeds almost totally covered by an arilloid (Fig. 2, *b 3*) .... *E. apetala*
2'. Leaflets (narrowly) lanceolate (Fig. 1, *1*), 4.5-10.5 × 1.5-3 cm, domatia small pocket-like. Ovary glabrous. Fruit wall inside with scattered patent hairs. Seeds only basally covered by a sarcotesta (Fig. 1, *3*) .... *E. dzumacensis*

ACKNOWLEDGEMENTS : The loan of the material used in this study from the herbaria : B, K, L, P is gratefully acknowledged. The director of the Laboratoire de Phanérogamie in Paris and Dr. R. D. HOOGLAND are thanked for their hospitality during my visit to Paris. Dr. J. F. VELDKAMP kindly corrected the Latin diagnosis. The drawings were made by Mr. J. WESSENDORP.

REFERENCES

ADEMA, F., 1993. — *Elattostachys* (Blume) Radlk. (*Sapindaceae*) in Fiji. Pacific Science 47 : 295-297.
GUILLAUMIN, A., 1948. — *Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie*. Paris, 369 p.
RADLKOFER, L., 1933. — *Elattostachys* (Blume) Radlk. *In* : ENGLER, A., *Pflanzenreich* 98f : 1258-1268.
SMITH, A. C., 1985. — *Flora Vitiensis Nova* 3. Lawai, Kauai, Hawaii, 758 p.

Revue bibliographique — *Reviews*

Gunnar Seidenfaden. *The Orchids of Indochina.* Opera Botanica 114, Copenhagen, 502 p., 306 fig., 32 pl. coul. (1992).

L'auteur de cette importante contribution à l'étude des Orchidées d'Indochine (Cambodge, Laos, Viêtnam) est déjà connu par ses nombreuses publications dans la série « Orchid Genera in Thailand » dont certaines étaient de véritables monographies. Il a collaboré aussi avec J. J. Wood (1992) à la révision des Orchidées de la Péninsule malaise traitées auparavant par R. E. Holttum (Orchids of Malaya, 1957). Ainsi se trouve complété l'inventaire scientifique des Orchidées de l'ensemble de la Péninsule indochinoise.

Les Orchidées d'Indochine recensées dans cet ouvrage comprennent 140 genres, dont 2 nouveaux, et quelque 800 espèces, dont 12 nouvelles.

Une introduction retrace l'historique des collections et des publications antérieures.

Des clés permettent de caractériser les 6 sous-familles (*Apostasioideae, Cypripedioideae, Neottioideae, Orchidoideae, Epidendroideae, Vandoideae*) de même que les genres et les espèces.

De courtes observations accompagnent les sous-familles et les genres sans références bibliographiques ni synonymie. Au niveau spécifique, par contre, on trouve les références, la synonymie, la citation des collections et souvent des commentaires intéressant les affinités ou l'histoire taxonomique.

De nombreuses illustrations de détails au trait (306 figures) et 32 planches en couleur apportent des compléments d'information aux caractères distinctifs limités décrits dans les clés.

L'auteur n'a donc pas eu la prétention de rédiger une flore détaillée des Orchidées d'Indochine, mais un ouvrage critique et concis permettant d'identifier correctement les collections et les documents iconographiques se rapportant au territoire étudié.

La tâche n'a pas été aussi aisée que pour la Thaïlande, par suite de l'état des collections constituées pour la plupart de matériel d'herbier ancien, tandis que l'auteur a pu bénéficier, pour la Thaïlande, d'abondantes collections vivantes conservées en serres et de matériel en alcool.

Les 800 espèces recensées ne représentent certainement pas la totalité des Orchidées d'Indochine si l'on en juge par le nombre de collections étudiées (env. 4400) alors que pour la Thaïlande, dont la superficie est moindre (500.000 km^2 au lieu de 800.000 km^2 pour l'Indochine), les collections disponibles comptent 12000 à 14000 numéros et représentent plus de 1000 espèces.

Le pays le plus riche, parce que plus prospecté, est le Viêtnam avec 700 espèces, tandis qu'on en a recensé 336 au Cambodge et 163 au Laos.

L'auteur conclut de ces comparaisons de la nécessité de continuer sans relâche les prospections en particulier dans les régions montagneuses afin d'améliorer notre connaissance encore imparfaite des Orchidées d'Indochine et probablement aussi des autres familles.

On ne peut qu'être profondément admiratif pour la continuité et l'opiniâtreté qu'a manifestées G. Seidenfaden dans la construction de cette œuvre monumentale élevée à la connaissance des Orchidées de la Péninsule indochinoise.

J. E. Vidal.

L. B. Segerbäch. *Orchids of Malaya*. 190 p., 229 fig., 26 ph. couleur. A. A. Balkema ed., Rotterdam, Brookfield (1992).

Dans cet ouvrage abondamment illustré (autant de pages photos noir et blanc que de pages de texte relatif à la description des espèces, plus quelques belles planches photos couleurs) l'auteur traite de 150 espèces appartenant à 50 genres. La flore orchidéenne de la Malaisie (Péninsule malaise + Bornéo) est estimée à environ 800 espèces, mais le but de l'auteur est d'attirer l'attention sur les espèces sauvages modestes, de « susciter l'enthousiasme pour celles-ci », et d'inciter à la protection de la forêt. Cette forêt, sous ces climats chauds et humides, répond à un climax de forêt tropicale dense humide. D'après l'altitude et la situation géographique elle peut être divisée en 3 types principaux : les basses terres où les Orchidées sont nombreuses au sommet des arbres ; la forêt semi-caducifoliée exposée à la mousson, moins riche en épiphytes que la zone précédente ; et la forêt de montagne qui se développe à partir de 1000 m d'altitude, faite de petits arbres dépourvus de contreforts.

La répartition des orchidées décrites dans cet ouvrage est mentionnée après une description très détaillée et soignée de chaque espèce ; les grandissements sont indiqués pour chaque photographie si bien que cet ouvrage destiné au grand public ne peut manquer également d'intéresser les botanistes.

Mentionnons aussi que la clé des espèces, basée, au départ, sur des caractères végétatifs, répond au souci apparent de l'auteur de faciliter l'identification par des caractères bien évidents.

Y. Veyret.

Achevé d'imprimer le 24 décembre 1993.

Le Bulletin des 3e et 4e trimestres de l'année 1992 a été diffusé le 18 juin 1993.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8757)
DÉPÔT LÉGAL : 4e TRIMESTRE 1993.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle.* Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.
T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.
T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.
T. 32. Friedberg, C. — Le savoir botanique des Bunaq : percevoir et classer dans le Haut Lamaknen (Timor, Indonésie). 1990, 304 p., 61 fig., 20 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 94 vol. parus.
— Flore du Gabon, 33 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 26 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 18 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 33 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.31.35.21).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK
.P72

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 16 1994, N° 1

Janvier-Mars 1994

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Rédacteur-adjoint : M. KEDDAM.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris; E. BOUREAU, Paris; F. EHRENDORFER, Vienne; F. R. FOSBERG, Washington; F. HALLÉ, Montpellier; N. HALLÉ, Paris; J.-L. HAMEL, Paris; V. H. HEYWOOD, Reading; L. A. S. JOHNSON, Sydney; S. JOVET, Paris; C. KALKMAN, Leiden; L. LACOSTE, Paris; J.-F. LEROY, Paris; A. LE THOMAS, Paris; D. MOLHO, Paris; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia; P. H. RAVEN, St Louis; R. SCHNELL, Paris; A. TAKHTAJAN, Léningrad; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque; les photographies seront les plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.37.01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.36.41.

Abonnements pour l'année 1994 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1 800 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 800 F.
Section B : *Adansonia* botanique : 600 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 600 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, **16**, 1994, section B, *ADANSONIA*, n° 1.

MISSOURI BOTANICAL
SEP 0 8 1994
GARDEN LIBRARY

SOMMAIRE — CONTENTS

MORAT, Ph., DEROIN, Th. & COUDERC, H. — Présence en Nouvelle-Calédonie d'une espèce endémique du genre *Oryza* L. (*Gramineae*) 3

Presence in New Caledonia of an endemic species of Oryza (Gramineae).

PUFF, C. & BUCHNER, R. — Revision of *Danais* Vent. (*Rubiaceae*) in Madagascar and the Comores 11

Révision du genre Danais Vent. (Rubiaceae) à Madagascar et aux Comores.

VILLIERS, J.-F. — *Alantsilodendron* Villiers, genre nouveau de *Leguminosae-Mimosoideae* de Madagascar 65

Alantsilodendron Villiers, a new genus of Leguminosae-Mimosoideae from Madagascar.

DE NAMUR, Ch. & BOGNER, J. — Une nouvelle espèce de *Nephthytis* Schott (*Araceae*) en République du Congo 71

A new species of Nephthytis Schott (Araceae) from the Congo Republic.

DU PUY, D. J., LABAT, J.-N. & SCHRIRE, B. D. — Révision du genre *Vaughania* S. Moore (*Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae*) 75

Revision of the genus Vaughania S. Moore (Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae).

SZLACHETKO, D. L. — *Eurystyles crocodilus* Szlach. (*Orchidaceae*), a new species from Brazil 103

Eurystyles crocodilus Szlach. (Orchidaceae), nouvelle espèce du Brésil.

MOLINO, J.-F. — Révision du genre *Clausena* Burm. f. (*Rutaceae*) 105

Revision of the genus Clausena Burm. f. (Rutaceae).

DOS SANTOS, E. P. — Contribution à la systématique du genre *Salvia* L. subg. *Calosphace* (Benth.) Benth. (*Lamiaceae*) : description de deux espèces nouvelles du Brésil 155

Contribution to the systematics of Salvia L. subg. Calosphace (Benth.) Benth. : description of two new species from Brazil.

HEADS, M. J. — Morphology, architecture and taxonomy in the *Hebe* complex (*Scrophulariaceae*) 163

Morphologie, architecture et anatomie du complexe du genre Hebe (Scrophulariaceae).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 3-10.

Présence en Nouvelle-Calédonie d'une espèce endémique du genre *Oryza* L. (*Gramineae*)

Ph. MORAT, Th. DEROIN & H. COUDERC

Résumé : Description, anatomie et analyse cytogénétique d'une nouvelle espèce endémique du genre *Oryza* en Nouvelle-Calédonie.

Summary : A new endemic species is described from New Caledonia, belonging to the genus *Oryza*, with notes on its anatomy and cytogenetic analysis.

Philippe Morat et Thierry Deroin, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Henri Couderc, Laboratoire de Biologie Végétale, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.

L'étude de la flore agrostologique de la Nouvelle-Calédonie, réputée peu originale, réserve cependant encore quelques surprises. En est témoin la découverte très récente d'une espèce nouvelle de riz sauvage endémique au Territoire.

Oryza neocaledonica Morat, *sp. nov.*

Herba perennis bambusiformis. Culmus adscendens usque 80 cm altus. Folium exauriculatum lamina lineari 17-21 × 0,7-1,1 cm ; ligula membranacea usque 0,5-1 mm alta, ad apicem ciliolata. Inflorescentia paniculata pauciflora 30-55 × 3-8 cm. Spiculae vivide roseae, lanceolatae, 7-9 × 1,5-1,8 mm. Lemma sterile triangulare, uninerve. Lemma fertile coriaceum, 7-8 × 3,5 mm, cymbiforme, 5-nerve, carinatum, extus copiose uncis instructum, praecipue prope nervos. Palea 3-nerva, lemmate angustior, formae, ornamentatii texturaeque ut in eo. Lodiculae 2 ; stamina 6 ; antheris flavis 3 mm longis ; stigmata alba ; caryopsis cylindricus, brunneus, 5-6 mm longus.

TYPE : *Veillon 7573*, Pouembout, propriété Nicoli, alt. 10 m, 22.9.1992 (holo-, P! ; iso-, K!, L!, MO!, NOU!, NSW!, P!).

Herbe pérenne en touffes lâches, à port bambusoïde. Chaume ascendant simple, rigide de 60-80 cm de hauteur. Entre-nœuds cannelés ; nœuds glabres et foncés. Gaine sans auricule avec quelques poils à la jonction du limbe ; ligule dissymétrique membraneuse de 0,5-1 mm de haut courtement ciliolée au sommet. Limbe linéaire de 17-21 × 0,7-1,1 cm, sans nervation transversale, lisse à légèrement scabre sur les 2 faces, à marges scabres.

Inflorescence en panicule pauciflore de 7-40 épillets, allongée, légèrement contractée de 30-55 × 3-8 cm. Chaume et axes secondaires de l'inflorescence aplatis et cannelés, lisses à la base, devenant scabres vers le haut. Pédicelle parfois très sinueux s'enroulant autour des épillets inférieurs, se terminant en forme de réceptacle glabre, nettement bilabié.

Epillets rose vif, oblongs-lancéolés, de 7-9 × 1,5-1,8 mm, aigus à leur extrémité. Lemmas stériles, coriaces, triangulaires, aiguës à linéaires, lisses, uninerviées, respectivement de 2,3 et 2 mm de long. Lemma fertile coriace, rose vif, de 7-8 × 3,5 mm, en forme de bateau, 5-nerviée, nettement carénée, à marge invaginée vers l'intérieur, et revêtue à l'extérieur de nombreuses ornementations en forme de crochets surtout au voisinage des nervures. Palea de même consistance, couleur et ornementation que la lemma mais plus étroite, de 7 × 2,5 mm et 3-nerviée. Lodicules 2, scarieux, entiers, de 0,8 mm de haut. Etamines 6, à anthères jaunes de 2,8-3 mm de long. Stigmates blancs. Caryopse ové-lancéolé à cylindrique, de 5-6 × 1,3 mm, brun, à hile linéaire ; embryon long de 1 mm. — Fig. 1, 2.

Matériel étudié. — Nouvelle-Calédonie : *Veillon 7415*, Pouembout, alt. 10 m, 7.8.1991 (NOU!, P!) ; *Veillon* (leg. *Butin & Cornaille*) *7502*, *ibid.*, propriété Nicoli, 1.4.1992 (NOU!, P!) ; *Veillon 7573* (type).

Cette espèce endémique a été découverte par T. Jaffré et J.-M. Veillon au cours d'une prospection effectuée dans la région de Pouembout à l'occasion d'une étude de la forêt scléro-phylle. Elle n'est connue pour l'instant que d'une seule station naturelle sous forme de petites populations en touffes éparses situées sur argiles noires temporairement inondées sur schiste. Elle appartient au faciès hydromorphe du sous-bois de la forêt sclérophylle vers 10-20 m d'altitude. Une partie de cette population a été transplantée à Nouméa où il est plus aisé d'étudier sa phénologie. Elle fleurit dans sa station entre avril et août selon les conditions climatiques locales très irrégulières d'une année à l'autre. Les graines arrivent à maturité un mois plus tard.

O. neocaledonica est une espèce rare. Sa répartition, restreinte à un des derniers témoins de forêt sclérophylle qui abrite aussi une autre espèce peu commune et très localisée : *Captaincookia margaretae* Hallé (Rubiacées), justifie l'application immédiate de mesures de protection rigoureuse à ce site fragile et très menacé.

La découverte d'une nouvelle espèce de riz en Nouvelle-Calédonie accroît notablement la répartition du genre *Oryza* vers l'Est dans l'Océan Pacifique. La limite orientale de son aire de distribution connue était jusqu'à présent l'Australie.

La présence dans l'épillet de deux fleurs vestigiales stériles à la base de la fleur fertile exclut cette espèce du genre *Leersia* Sw. (Bor, 1960 ; Jacques-Félix, 1962 ; Clayton & Renvoize, 1986 ; Duistermaat, 1987 ; Watson & Dallwitz, 1988) et la situe indubitablement dans le genre *Oryza*.

Au sein du genre *Oryza, O. neocaledonica* se rapproche de *O. meyeriana* (Zoll. & Mor.) Baill. et tout particulièrement de sa var. *meyeriana* par la présence de nombreux caractères morphologiques et biologiques communs : absence d'arête ou de prolongement à l'extrémité de la lemma fertile et de la palea, forme générale de l'épillet et des lemmas stériles, structure de l'extrémité (nettement bilabiée) du pédicelle, nervation de la lemma fertile (5-nerviée) et de la palea (3-nerviée), forme et couleur des étamines (jaune clair) et du caryopse (brun foncé), mode de vie pérenne. Il s'en distingue cependant par ses chaumes moins robustes et ses feuilles de taille nettement plus réduite, l'absence d'auricule au sommet de la gaine, les dimensions plus petites et la couleur rose de son épillet, de sa lemma fertile et de la palea, la taille relative des lemmas stériles par rapport à celle de l'épillet (1/3 chez *O. neocaledonica* contre 1/5-1/6 pour *O. meyeriana*) et son ornementation particulière avec poils en crochet sur la face externe de la lemma fertile et de la palea.

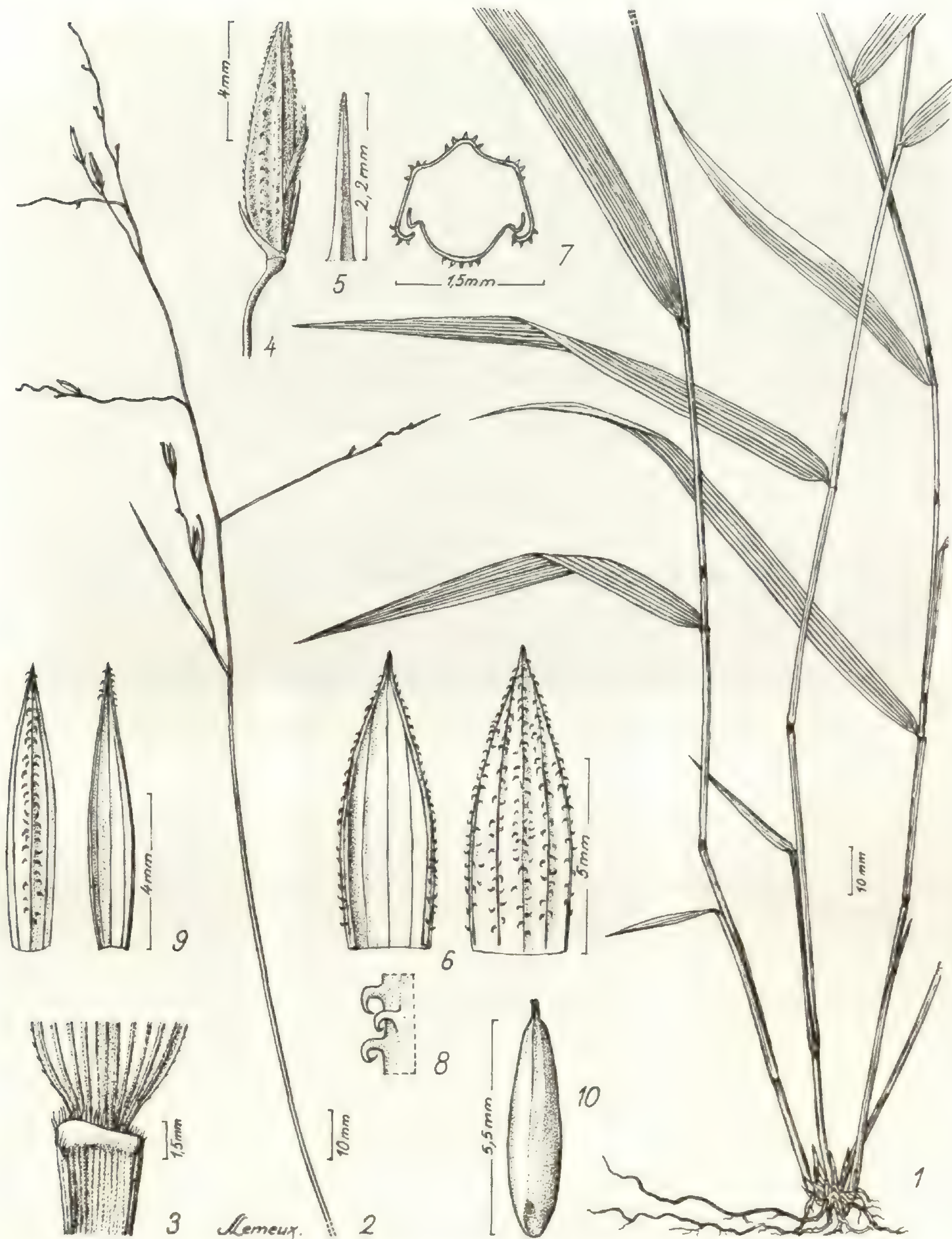


Fig. 1. — **Oryza neocaledonica** Morat : **1**, port ; **2**, inflorescence ; **3**, ligule ; **4**, épillet (de profil) ; **5**, lemma stérile supérieure ; **6**, lemma fertile : faces ventrale et dorsale ; **7**, épillet (en coupe transversale) ; **8**, détail de l'ornementation en crochet ; **9**, palea : faces dorsale et ventrale ; **10**, caryopse. (*Veillon 7415*).

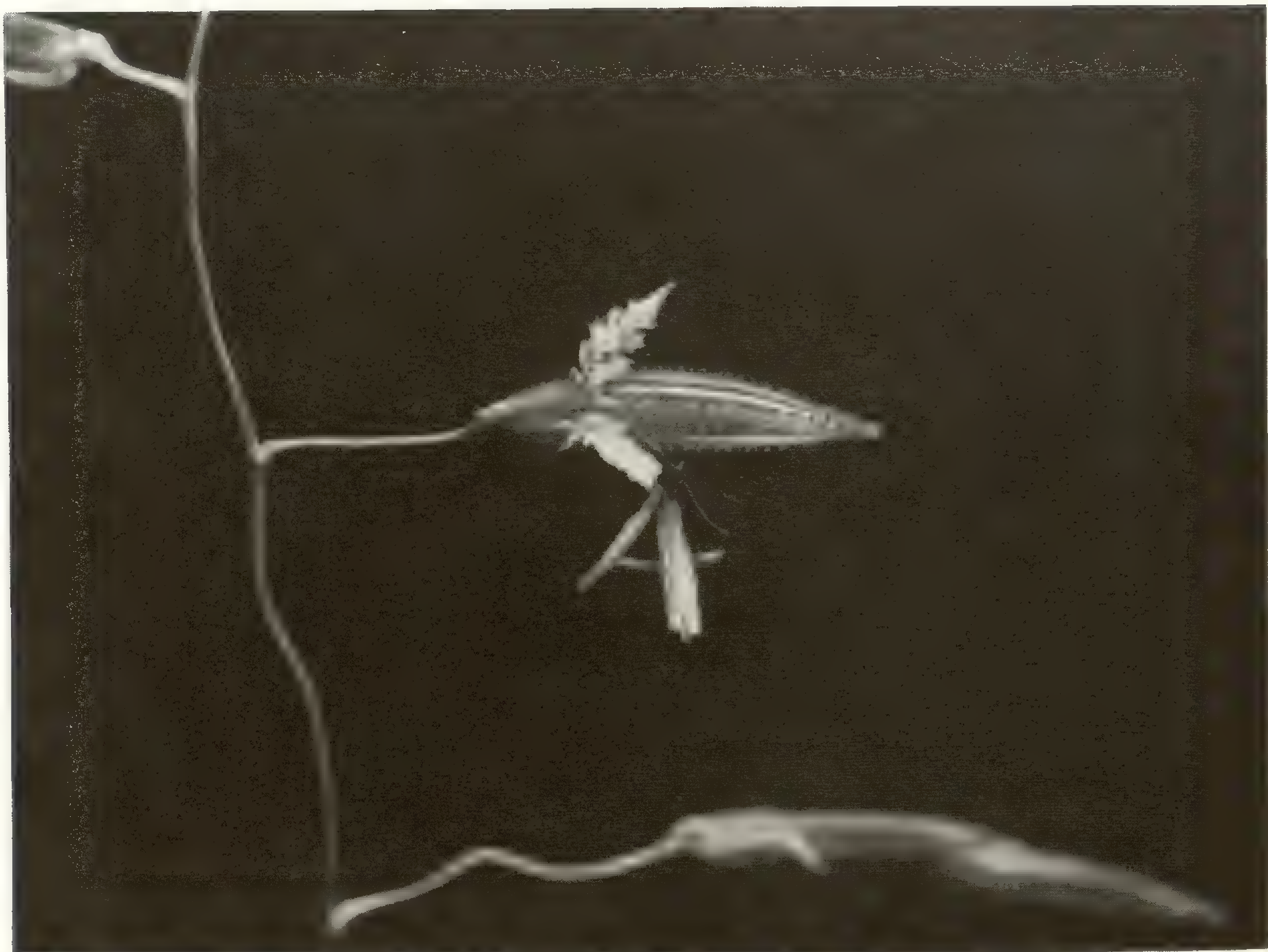


Fig. 2. — **Oryza neocaledonica** Morat : épillet à l'anthèse (Photo P. Ribère).

Une étude phytodermologique du limbe foliaire a été effectuée simultanément sur *O. neocaledonica* et sur les deux autres espèces mutiques du genre *Oryza* (Duistermaat, 1987 ; Tateoka, 1963) qui, de surcroît, sont limitées à la région indopacifique : *O. meyeriana* (Zoll. & Mor.) Baill. (Asie du Sud-est, Malésie, Philippines) et *O. schlechteri* Pilg. (Nouvelle-Guinée).

Pour cela des fragments d'épiderme de limbe ont été prélevés sur les trois taxons cités (*O. neocaledonica, Veillon 7415*, P ; *O. meyeriana* var. *meyeriana, Baecker 23610*, P ; *O. schlechteri, Schlechter 16684*, isotype, P) aux fins de comparaison.

Pour ces trois espèces certains fragments ont été traités par l'hypochlorite de sodium, et éclaircis, après lavage, par le chlorallactophénol salicylé : ils ont permis une étude rapide des épidermes de la face inférieure par transparence. D'autres fragments, ainsi qu'une lemma de *O. neocaledonica*, soigneusement déshydratés par l'alcool amylique, ont été métallisés pour examen au M.E.B.

Les trois espèces présentent les caractères épidermiques essentiels de la tribu des Oryzées (Prat, 1932) : cellules longues engrenées, verruqueuses ou papilleuses, stomates losangiques, poils bicellulaires (près de la marge seulement chez *O. neocaledonica*), cellules subéro-siliceuses en sablier.

O. neocaledonica (Fig. 3, *2a*) se distingue par l'absence de poils courts à aiguillon (type P_1 de Prat), présents dans les deux autres espèces (Fig. 3, *1a-3a*, p). Il ressemble en revanche à

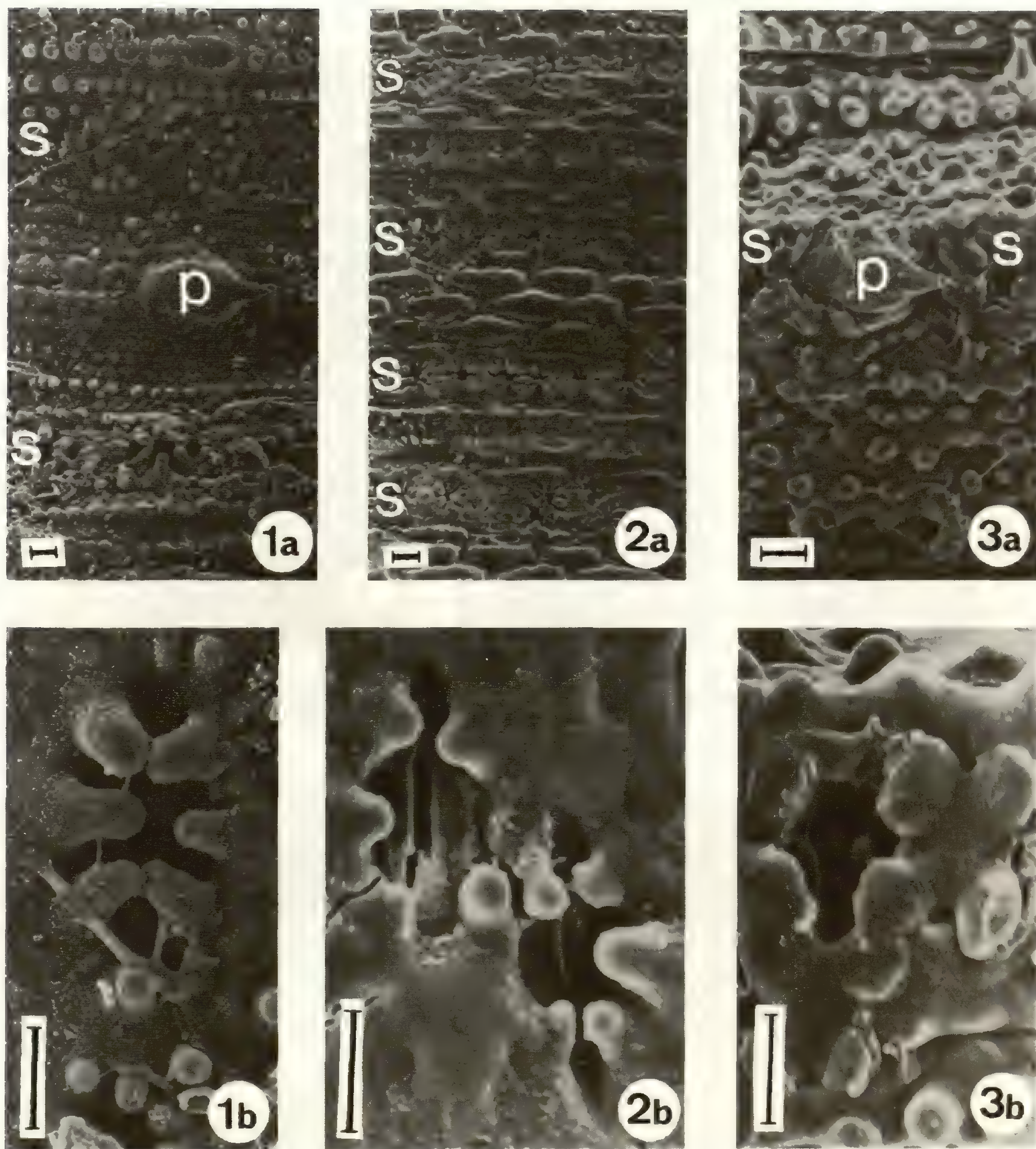


Fig. 3. — Epiderme de trois *Oryza* vu au M.E.B., face inférieure du limbe (a) et stomates (b) : **1**, **O. meyeriana** (Zoll. & Mor.) Baill. ; **2**, **O. neocaledonica** Morat ; **3**, **O. schlechteri** Pilg. (Barres = 10 µm ; p : poil à aiguillon ; s : stomate).

O. meyeriana par l'appareil stomatique : les stomates y alternent avec des cellules banales (Fig. 3, *1a* et *2a*) et non des cellules en sablier, comme chez *O. schlechteri* (Fig. 3, *3a*). Les cellules de garde sont orientées longitudinalement et abritées par 5 à 7 replis cuticulaires (Fig. 3, *1b* et *2b*). *O. schlechteri* présente des stomates *transversaux* protégés par les 4 verrues cuticulaires des cellules en sablier (Fig. 3, *3b*). L'affinité de *O. neocaledonica* et *O. meyeriana* est également confirmée par la présence de cellules marginales *longues* et *sur une seule rangée* (Fig. 3, *1* et *2*) et non courtes et sur 2-3 rangs (Fig. 4, *3*), cas de *O. schlechteri.*

D'autre part, l'absence de triades siliceuses dans l'épiderme de la lemma de *O. neocaledonica* confirme l'appartenance de cette espèce au genre *Oryza* (Fig. 4, *4* et *5*). Ces triades, caractéristiques du genre *Leersia* (Terrell et al., 1983), n'ont jamais été trouvées jusqu'à présent dans le genre *Oryza* y compris chez *O. schlechteri*, espèce pourtant la plus proche du genre *Leersia* Sw. (Naredo et al., 1993).

L'étude du caryopse montre un embryon très réduit (Fig. 5, *1*), dont la morphologie générale est proche de celle de *Oryza sativa* L. (Reeder, 1957, fig. 35).

L'épiblaste (Fig. 5, *3e*) n'est pas fusionné au scutellum (s) : selon Tateoka (1964) l'embryon de *O. neocaledonica* devrait donc être rapporté au « type 2 du genre *Oryza* », dans lequel se trouve aussi *O. meyeriana.*

L'étude cytogénétique de *O. neocaledonica* a été effectuée de la façon suivante :

Matériel : méristèmes radiculaires prélevés sur 2 individus âgés de 4 mois, obtenus au Laboratoire par germination de semences prélevées dans la nature.

Les investigations ont porté sur 18 racines (respectivement 8 et 10). Celles-ci ont été fixées 24 h dans le mélange éthanol 3, acide acétique 1, après prétraitement de 2 h dans une solution aqueuse à 0,05 % de colchicine puis coloration par le réactif de Feulgen et écrasement dans le carmin acétique.

Les observations ont porté sur 74 métaphases dont 15 (respectivement 6 et 9) étaient exploitables pour les comptages.

Résultats : nombre chromosomique 2n = 24, ce qui correspond au nombre diploïde le plus généralement admis pour le genre *Oryza* (Second, 1985). Il n'a été observé aucune variabilité chromosomique et aucune anomalie caryologique. Les chromosomes ont des tailles réduites et assez homologues, environ 1,2 à 1,5 µm, en respectant le protocole décrit ci-dessus, dimensions qui rendent difficile la réalisation d'un idiogramme avec les moyens optiques classiques.

Perspectives : ces premiers travaux devraient être complétés par l'établissement des caractéristiques morphométriques des chromosomes (idiogrammes) en microscopie confocale à haute résolution et par l'étude cytophotométrique des teneurs en ADN afin d'aider à mieux situer ce nouveau taxon au sein du genre *Oryza.*

Remerciements : T. Jaffré et J.-M. Veillon (Centre O.R.S.T.O.M. de Nouméa) sont à l'origine de cette découverte et nous ont envoyé un abondant matériel de qualité (herbiers et graines) après avoir suivi l'espèce in situ et en culture à Nouméa ; H.S. MacKee a effectué la traduction latine de la diagnose ;

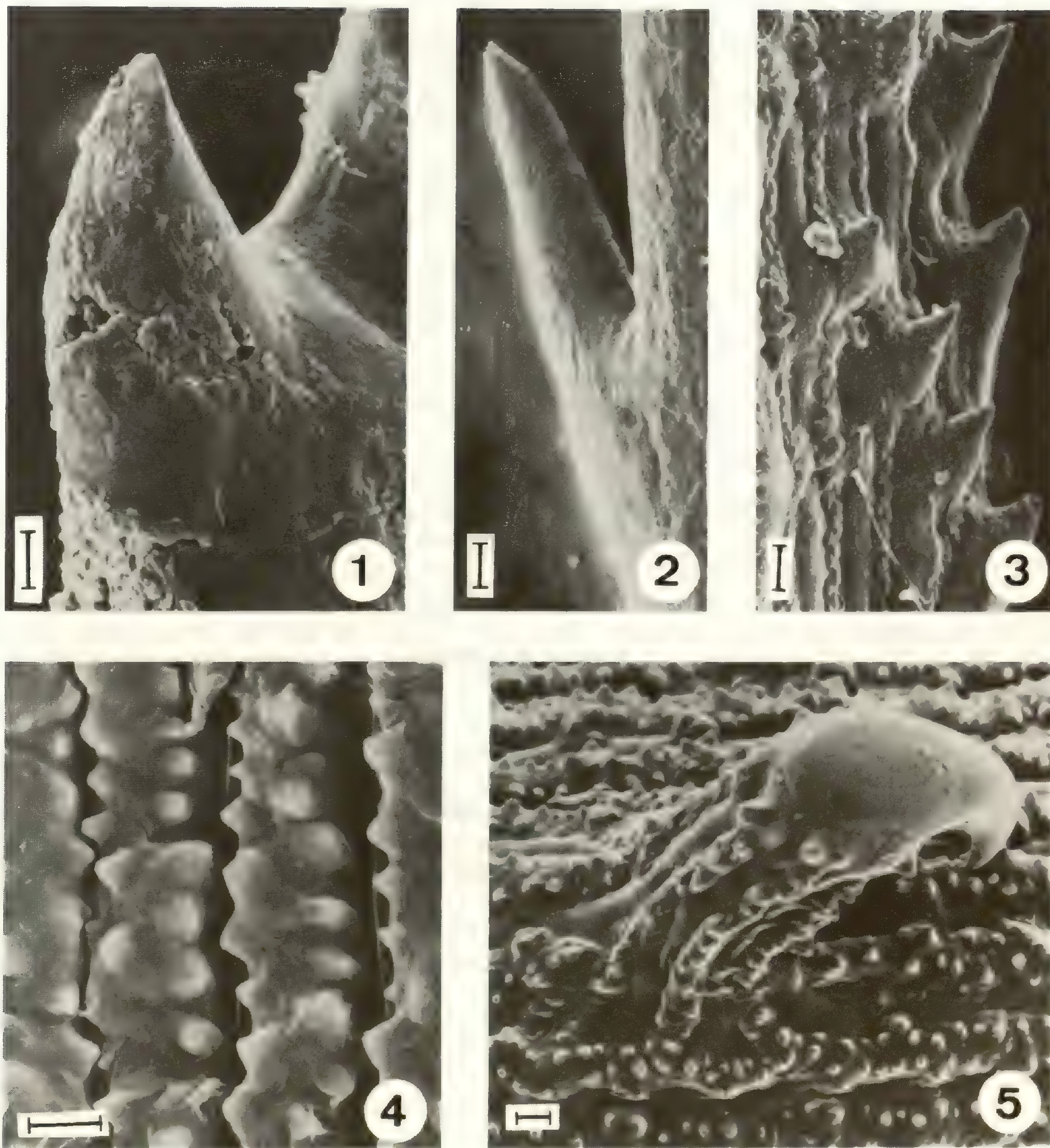


Fig. 4. — Poils marginaux du limbe de trois *Oryza* vus au M.E.B. : **1**, **O. meyeriana** (Zoll. & Mor.) Baill. ; **2**, **O. neocaledonica** Morat ; **3**, **O. schlechteri** Pilg. (Barre = 10 µm). — Détails de l'épiderme supérieur de la lemma de **O. neocaledonica** Morat : **4**, cellules épidermiques ; **5**, poil en crochet. (Barres = 10 µm).

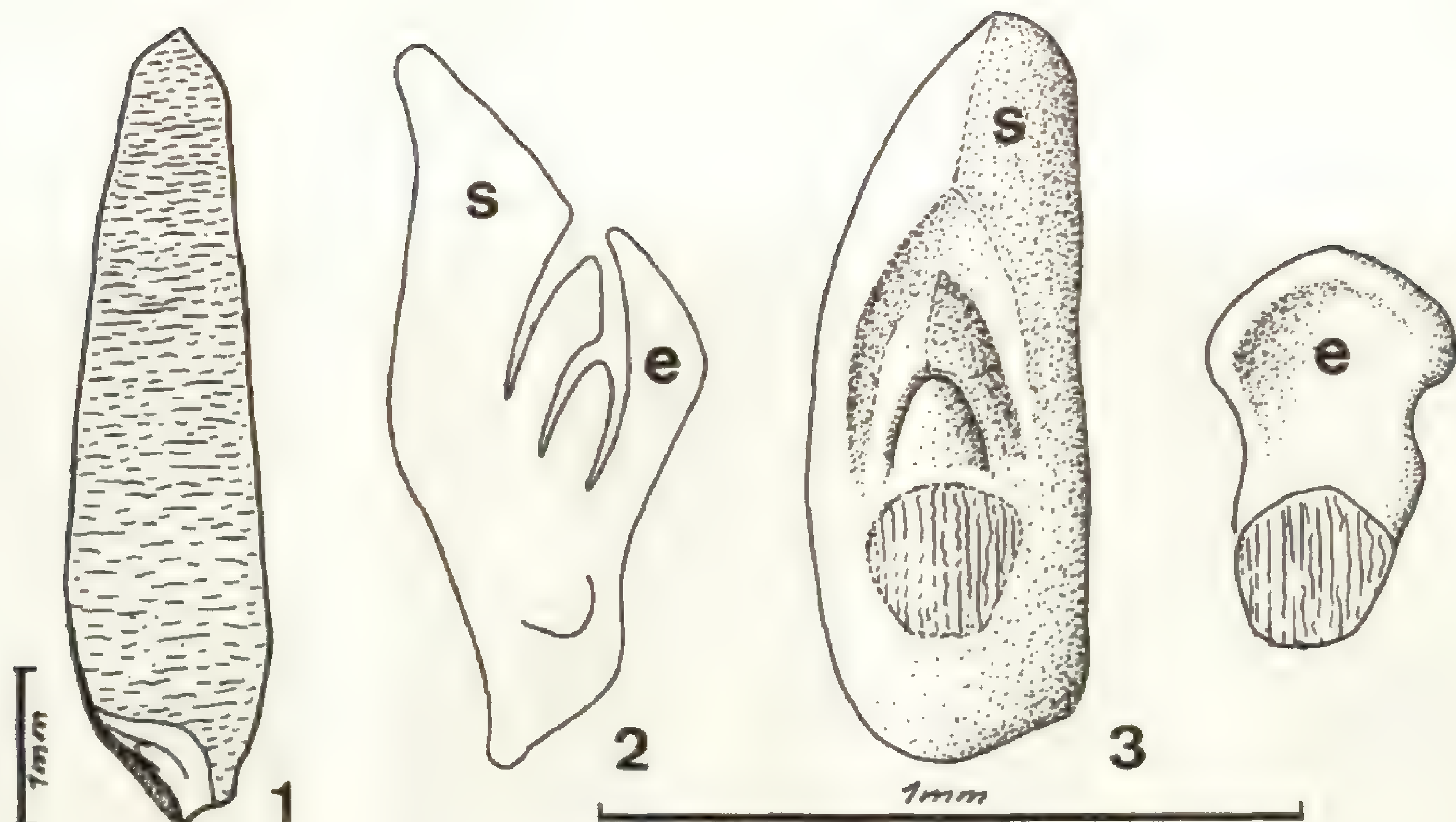


Fig. 5. — Morphologie de l'embryon de **Oryza neocaledonica** Morat : **1**, position dans le caryopse (coupe longitudinale) ; **2**, embryon en section ; **3**, autre embryon en vue latérale, épiblaste détaché et placé à droite. (e = épiblaste, s = scutellum).

Madame D. Guillaumin (C.I.M.E.) a efficacement assisté les prises de vues au M.E.B. ; le Directeur de l'Herbier de Sydney (NSW) nous a prêté le matériel australien du genre *Oryza* ; Madame M. Couderc a largement contribué à l'étude cytogénétique.

BIBLIOGRAPHIE

Bor, N.C., 1960. — *The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan*. Pergamon Press.

Clayton, W.A. & Renvoize, S.A., 1986. — Genera Graminum Grasses of the world. *Kew Bull.*, Add. series XIII, London.

Duistermaat, H., 1987. — A revision of *Oryza* (*Gramineae*) in Malesia and Australia. *Blumea* 32 : 158-193.

Jacques-Félix, H., 1962. - *Les Graminées d'Afrique Tropicale*. IRAT, Paris.

Naredo, E., Vaughan, D.A. & Sta. Cruz, F., 1993. — Comparative Spikelet Morphology of *Oryza schlechteri* Pilg. and Related Species of *Leersia* and *Oryza* (*Poaceae*). *J. Plant. Res.* 106 : 109-112.

Prat, H., 1932. — L'épiderme des Graminées. Etude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 10 : 117-324.

Reeder, J.R., 1957. — The embryo in grass systematics. *Amer. J. Bot.* 44 : 756-768.

Second, G., 1985. — *Relations évolutives chez le genre Oryza et processus de domestication des riz*. ORSTOM, Etudes et Thèses, 189 p., Paris.

Tateoka, T., 1963. — Taxonomic studies of *Oryza*. III. Key to the species and their enumeration. *Bot. Mag. Tokyo* 76 : 165-173.

Tateoka, T., 1964. — Notes on some Grasses. XVI. Embryo structure of the genus *Oryza* in relation to the systematics. *Amer. J. Bot.* 51 : 539-543.

Terrell, E.E., Wergin, W.P. & Renvoize, S.A., 1983. — Epidermal feature of spikelet in *Leersia* (*Poaceae*). *Bull. Torrey Bot. Club* 110 : 423-434.

Watson, L. & Dallwitz, M.J., 1988. — *Grass genera of the world*. A.N.U. : 45 p. with microfiches and floppy disks for MS-DOS, Canberra.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 11-64.

Revision of *Danais* Vent. (*Rubiaceae*) in Madagascar and the Comores

C. Puff & R. Buchner

Summary : *Danais* Vent. comprises 26 species (plus some imperfectly known taxa). The genus is centred in the East Malagasy Region and the majority of species are endemic to the island. The widely distributed *D. fragrans* is the only species that extends from Madagascar to Mauritius and Réunion. *D. humblotii* occurs both in Madagascar and the Comores, and one imperfectly known species, *D. comorensis*, is known from Mayotte only (three additional taxa, two Mascarene endemics and one African mainland species, do not occur in Madagascar). A key to the species and detailed descriptions of the taxa, including data on pollen, phenology and ecology and distribution, are provided. Relationships of the taxa and certain problems in delimiting closely allied species are critically discussed. Several previously recognized species are reduced to synonymy, and three new species are described : *D. brickavillensis* Leroy ex Puff & Buchner, *D. magna* Puff & Buchner and *D. rubra* Puff & Buchner.

Résumé : Le genre *Danais* Vent. renferme 26 espèces (plus quelques taxons insuffisamment connus). Il est centré dans la région Est de Madagascar et la majorité des espèces sont endémiques de cette île. *D. fragrans*, largement répandu, est la seule espèce qui s'étend de Madagascar à l'Ile Maurice et la Réunion. *D. humblotii* se trouve à Madagascar et aux Comores, et *D. comorensis*, espèce insuffisamment connue, ne se trouve qu'à Mayotte (trois autres taxons, deux endémiques des Mascareignes et un du continent africain, ne se rencontrent pas à Madagascar). Une clé des espèces et des descriptions détaillées des taxons, avec des données palynologiques, phénologiques, écologiques et chorologiques, sont fournies. Les affinités des taxons et certains problèmes de délimitation d'espèces très apparentées sont exposés et discutés. Plusieurs espèces antérieurement reconnues sont mises en synonymie, et trois nouvelles espèces sont décrites : *D. brickavillensis* Leroy ex Puff & Buchner, *D. magna* Puff & Buchner et *D. rubra* Puff & Buchner.

Christian Puff et Ralf Buchner, Institute of Botany, University of Vienna, Rennweg 14, A-1030 Vienna, Austria.

INTRODUCTION

Buchner & Puff (1993) studied in detail the character states of *Danais, Schismatoclada* and *Payera* (incl. *Coursiana*), a group of very closely allied Madagascar-centred genera. The analysis of the obtained data strongly suggested a redelimitation and recircumscription of the genera. As a result, a number of species were transferred from genera under which they were originally described to others. Several of these changes also involved species hitherto thought to belong to *Danais*.

Consequently, CAVACO's (1966) treatment of *Danais* is no longer valid. Moreover, due to concentrated collecting efforts in recent years, 1) additional and better material has become available of previously ill-known species (which, in part, make certain taxonomic amendments necessary), and 2) new taxa have surfaced.

The aim of the present article, therefore, is to present an up-to-date treatment of *Danais*. Efforts have deliberately been concentrated on taxa occuring in Madagascar and the Comores : the genus is centred and has the highest concentration of taxa in Madagascar, and virtually all of the taxonomic problems in *Danais* revolve around taxa occurring on the " Grand Ile " (and sometimes also the Comoro Islands). Taxa occuring elsewhere are not or only marginally dealt with because 1) they are " unproblematic " taxonomically, and 2) all of them have been studied for recent flora treatments (*D. xanthorrhoea*, the only Africain mainland species, for " Flora of Tropical East Africa ", and the Mascarene endemics *D. sulcata* and *D. corymbosa* for " Flore des Mascareignes " ; VERDCOURT, 1976 and 1989, respectively).

MATERIAL AND METHODS

Material of *Danais* from the following herbaria was studied : BM, BR, K, M, MO, P, UPS, W and WU (abbreviations according to " Index Herbariorum ", HOLMGREN et al., 1990) ; a total of nearly 800 sheets was seen. Also some specimens preserved in FPA or 70 % ethanol were available. — For details on methods (SEM investigations) see BUCHNER & PUFF (1993).

Collections (under " Material Examined ") are arranged from North to South and East to West according to grid reference. As the collection listings are printouts from a computerized data bank, approximate and not fully precise grid references are given as e.g. " [S 00.00 c, E 00.00 c] " ; the latter were primarily used for collections made a) between two towns or villages, b) in large Nature Reserves, or c) around small villages which could not be traced (in that case, approx. grid references refer to the main town of the Canton in which it is located).

SYSTEMATICS

GENERIC DESCRIPTION

DANAIS Vent.

Tabl. 2 : 548 (1799).

— *Alleizettea* DUBARD & DOP, J. Bot. (Morot), sér. 2, 3 : 6 (1925). Typus generis : *Alleizettea bracteata* DUBARD & DOP ; is *D. volubilis* BAKER. - See PUFF (1991).

TYPUS GENERIS : *D. fragrans* (LAM.) PERS., Syn. Pl. 1 : 198 (1805) ; = *Paederia fragrans* COMMERS. ex LAM., Encycl. Méth. 2 : 260 (1786).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 25 m long ; in a few species stems and leaves sometimes foetid when crushed. Leaves decussate or, less commonly, in whorls of 3 or 4, mostly distinctly petiolate ; leaf-blades variously shaped, thick and coriaceous

or thinnish, membranous ; stipules interpetiolar, often triangular to ± deltoid or ± rounded, seldom bifid, multifimbriate or with lacerate margins or with a short connate base.

Inflorescences terminal and/or axillary, variously shaped, thyrsic, cymes very many- to rather few-flowered. Flowers heterodistylous, basically 5-merous. Calyx lobes small to much-elongated. Corolla tube short, funnel-shaped to long, narrowly funnel-shaped to cylindrical, base of tube often with splits, outside mostly glabrous, lobes spreading to ± recurved ; throat often densely hairy (especially in long-styled flowers). Stamens included in long-styled flowers, anthers exserted on filiform filaments in short-styled flowers. Style filiform, with 2 filiform stigma lobes ; style and stigmas included in short-styled flowers, exserted in long-styled flowers. Ovary mostly subglobose, 2-locular, each locule with many ovules.

Fruit capsular, dehiscing loculicidally, crowned by the persistent calyx lobes. Seeds with a ± central endosperm- and embryo-bearing part, surrounded by a thin, variously shaped wing with reticulate surface and often irregularly lacerate margin.

Pollen spheroidal to subspheroidal, 3-5-colporate, average diam. 10-26 μm ; see BUCHNER & PUFF (1993) for further details.

DISTRIBUTION : Madagascar (largely confined to the East Malagasy Region ; Fig 1, *A*), Comoro and Mascarene Islands ; on the African mainland only in Northeast Tanzania. See BUCHNER & PUFF (1993) for further comments on distribution patterns and also on habitats.

NOTES on selected "critical" character states and the use of terms (also see BUCHNER & PUFF, 1993 for details) :

— *Winged seeds :*

Data given in the key and descriptions strictly refer to viable seeds ; seed diameters given include the wing. Great care should be taken to study viable seeds (with a well-developed, ± central endosperm- and embryo-bearing part), as non-viable winged "pseudo-seeds " differ both in overall size (smaller !) and also in shape and size of the seed wings.

— *Corolla tube lengths :*

Throughout, the measurements were taken from corolla tubes of open flowers only. Tube lengths of buds can yield very distorted data as, especially in the long-tubed taxa, the full tube length is only reached immediately before anthesis.

— *Corolla tube shape and heterodistyly :*

Corolla tube diameters (taken immediately below the throat) tend to be much wider in long-styled than in short-styled morphs (because in the former the anthers are included in the uppermost part of the tube). For this reason, measurements are given separately for long- and short-styled morphs.

— References to relevant figures in BUCHNER & PUFF (1993) are abbreviated as "B & P - Fig. 00" in the key and the descriptions of taxa.

Fig. 1. — Distribution of **Danais** species. — **A**, all taxa occurring in Madagascar and the Comores. — **B, D. rhamnifolia**. — **C, D. ligustrifolia**. — **D, D. microcarpa**. — **E, D. verticillata**. — **F, D. brickavillensis**. — In A-E the dotted line marks the border between the East and West Malagasy Region, in F the western border of the Eastern Domain of the East Malagasy Region.

KEY TO THE SPECIES OF DANAIS IN MADAGASCAR AND THE COMORES

NOTE : imperfectly known species are not included.

1. Leaves subsessile, strictly in whorls of 4, stems distinctly 4-angled, almost winged ..... 5. *D. verticillata*

1'. Not as above.

2. Stipules with a continuous basal sheath ca. 1 mm high (also often visible on older parts where leaves have already fallen ; Fig. 2, *B*) ; axillary inflorescences with peduncles to 100 mm long........... .... 8. *D. longipedunculata*

2'. Stipules never connate.

3. Stipules rounded to ± deltoid, 3-9 mm long, margins with long greyish-white hairs or margins laciniate.

4. Stipules rounded to ± deltoid, 3-8 × 4-6 mm, margins with long greyish-white multicellular hairs (stems, leaves and inflorescence axes often also with the same kind of hairs) ; inflorescences axillary, subsessile in the axils of foliage leaves ; capsules 5-6 mm in diam. .. 26. *D. hispida*

4'. Stipules rounded, ca. 5-9 mm long, mostly with short hairs, the margins laciniate, with several to ± many colleter-tipped appendages to ca. 2 mm long (Fig. 2, *E*) ; inflorescences axillary, with peduncles to 40 mm long, or terminal ; capsules 2-3 mm in diam.. 6. *D. brickavillensis*

3'. Stipules not as above (if of ± the same shape or size, margins different).

5. Stipules bifid or pluri- to multifimbriate ; calyx lobes linear-lanceolate to ± filiform, 3-6 (-10) mm long. See also D. cernua (24)

6. Stipules distinctly bifid (Fig. 2, *C*) ; stems and leaves finely pubescent, puberulous or ± glabrous.. 14. *D. andribensis*

6'. Stipules with numerous fimbriate appendages, the longest 10(-13) mm long (Fig. 2, *D*) ; all parts typically densely covered with long, usually rusty-brown hairs....... 15. *D. vestita*

5'. Stipules not as above, triangular to ± deltoid or ± rounded, sometimes with a single, median setose appendage ; calyx lobes variable in size and shape.

7. Stipules apically with a median, often ± curved setose appendage, ca 2-5 mm long ; inflorescences made up of several- to many-flowered head-like flower clusters............. .... 13. *D. capituliformis*

7'. Stipules never distinctly setose ; inflorescences different.

8. Leaves predominantly in whorls of 3(-4) (occasionally also opposite on some, but never on all shoots), leaf-blades thick, coriaceous ; inflorescences mostly axillary ; corolla tubes 12-20 mm long ; fruits 8-15 mm in diam. ; seeds 3-6 mm in diam.

9. Calyx lobes short, to 1.2(-1.5) mm long at the most ; only in the E Domain, mostly in coastal vegetation and immediately inland, ± 0-60(?-300) m........ 20. *D. coronata*

9'. Calyx lobes long, (2.5-)3-9 mm ; further inland, to 1600 m.......... 21. *D. volubilis*

8'. Plants not with the above combination of characters (if leaves predominantly opposite but occasionally in whorls of 3, leaf-blades thinnish, flowers with much shorter corolla tubes, and fruits much smaller).

10. Leaf-blades showing a very conspicuous reticulate venation pattern on both or at least on one surface (Fig. 8, *C-D*) ; leaves coriaceous.

11. Inflorescences predominantly axillary, flowers in rather congested to somewhat elongated clusters in the axils of foliage leaves ; the bases of adjacent fruits (plus the pedicels) typically fused (B & P-Fig. 10, *D*) ; capsules very thick-walled and woody, 4-7 mm in diam.. 11. *D. aurantiaca*

11'. Inflorescences essentially terminal, many-flowered and extensive, ± rounded, broader than high ; peduncles to 50 mm long ; capsules rather thin-walled, ca. 3-5 mm in diam .... 9. *D. rubra*

10′. Leaf-blades not as above, coriaceous to membranous.

12. Inflorescences 7- to 1-flowered, terminal and occasionally also axillary, elongated (to 10 cm long) and very lax, inflorescence main axis with 3-1 pairs of pedicellate flowers, or only with a solitary terminal flower (B & P - Fig. 3, *I*); pedicels 5-25(-30) mm long, often with two minute bracts (0.5 mm long) around the middle; capsules ca. 8-12 mm in diam.; seeds ca. 2.5-4 mm in diam. .... 19. *D. terminalis*

12′. Inflorescences never with the above combination of characters, fruits and seeds variable in size.

13. Inflorescences essentially terminal but often also additional inflorescences in the axils of foliage leaves below.

14. Flowers with pedicels to 12 mm long, inflorescences rather lax and ± rounded, pedunculate; corolla tubes 9-20 mm long.

15. Peduncles 10-50 mm long, inflorescences ± many-flowered; only in the North .... 17. *D. nigra*

15′. Peduncles 7-15 mm long, inflorescences several-flowered; only in the Southeast .... 18. *D. dauphinensis*

14′. Flowers with short pedicels, usually not more than 2 mm long; if pedicels longer, inflorescences not as above and/or corolla tubes shorter.

16. Flowers ± few to several in subsessile clusters (peduncles ± 0) terminal on short lateral branches (and occasionally also in the axils of foliage leaves below); corolla tubes 17-19 mm long; capsules 6-13 mm and seeds 2.5-4 mm in diam. .... 22. *D. pauciflora*

16′. Inflorescences usually more extensive; corolla tubes 2-10 mm long; capsules 2-4.5 mm and seeds 0.6-1.2 mm in diam. (if capsules larger, 7-10 mm in diam., then seeds small, 1-2 mm in diam.).

17. Corolla tubes 8-10 mm long; capsules 7-10 mm in diam., seeds 1-2 mm in diam.; leaves coriaceous, the veins raised and prominent above and below... 16. *D. tsaratananensis*

17′. Corolla tubes 2-8 mm long (if corolla tubes to 8 mm long, then leaves not coriaceous); capsules 2-4.5 in diam., seeds 0.6-1.2 mm in diam.

18. Corolla tubes 5-8 mm and lobes 2-4.5 mm long; capsules 3-4.5 mm in diam.; leaves membranous, mostly glabrous above and below .... 7. *D. humblotii*

18′. Corolla tubes 2-5 mm and lobes 1.3-2.5 mm long; capsules generally smaller, 2-3.5 mm in diam.; leaves (thinly) coriaceous to ± membranous (if membranous, at least lower surface often hairy).

19. Leaf-blades ± membranous or occasionally very thinly coriaceous, (20-)40-110 × (10-)20-55 mm, glabrous above or only a few hairs on the midrib, lower surface hairy on the veins to glabrescent, venation mostly raised and prominent below, often distinctly discolorous (paler below than above); corolla tubes cylindrical and ± filiform, 2.5-5 mm long .... 1. *D. rhamnifolia*

19′. Leaf-blades (thinly) coriaceous, glabrous above and below, either smaller or, if of ± equal length, relatively narrower, neither distinctly discolorous nor venation prominent below and corolla tubes more funnel-shaped, 2-4.5 mm long

20. Leaf-blades only to 55 mm long, length to width ratio often ca. 2:1, petioles normally 1-5 mm long, stipules to ca. 1 mm long. .... 4. *D. microcarpa*

20′. Leaf-blades to 110(-120) mm long, often relatively narrower (length to width ratio > 2:1), petioles 3-10 mm long, stipules 1-2(-2.5) mm long.

21. Corolla tubes only 2-3 mm long, rather widely funnel-shaped; calyx lobes 1-1.5 mm long .... 3. *D. breviflora*

21′. Corolla tubes 3-4.5 mm long, not as widely funnel-shaped; calyx lobes to 2.5 mm .... 2. *D. ligustrifolia*

13′. Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves but occasionally, in addition, also an often rather depauperate terminal inflorescence.

22. Leaves pubescent above and below or at least entire lower surface finely pubescent, always coriaceous.

23. Petioles (10-)15-30 mm long, leaf-blades 70-110 × (25-)35-60 mm; corolla tubes 4-6 mm long; flowers many in rather tight, subsessile clusters in the axils of foliage leaves .... 12. *D. magna*

23′. Petioles 1.5-15 mm long, leaf-blades 15-80 × 13-50 mm ; corolla tubes 5-10 mm long ; several- to many-flowered, mostly distinctly pedunculate thyrses with ± congested partial inflorescences in the axils of foliage leaves (occasionally also inflorescences terminal on short to ± elongated lateral branches) .... 10. *D. pubescens (p.p.)*

22′. Leaves glabrous above and below or only some hairs on the midrib below, coriaceous to membranous.

24. Capsules very woody and thick-walled .... 10. *D. pubescens (p.p.)*

24′. Capsules rather thin-walled. → to 6mm on Mauritius

25. Corolla tubes 2-4.5 mm long, calyx with a short basal tubular portion (often ca. 0.5 mm high), lobes triangular or tooth-like, mostly ca. 0.1-0.5 mm long ; leaves typically thick, coriaceous .... 23. *D. fragrans*

25′. Corolla tubes 5-9 mm long, calyx without a short basal tubular portion, lobes 0.3-1 mm long ; leaves membranous to very thinly coriaceous.

26. Leaf-blades (25-)35-70(-90) × 15-35(-40) mm, petioles 4-10 mm long ; leaves predominantly decussate but occasionally also in whorls of 3 ; calyx lobes often 1-3 mm long ; seeds 1.7-2.5(-3) mm in diam. .... 24. *D. cernua*

26′. Leaf-blades (55-)85-120 × (20-)30-55 mm, petioles (7-)10-20 mm long ; leaves strictly decussate ; calyx lobes 0.3-0.5 mm long ; seeds 1-1.4 mm in diam.. 25. *D. distinctinervia*

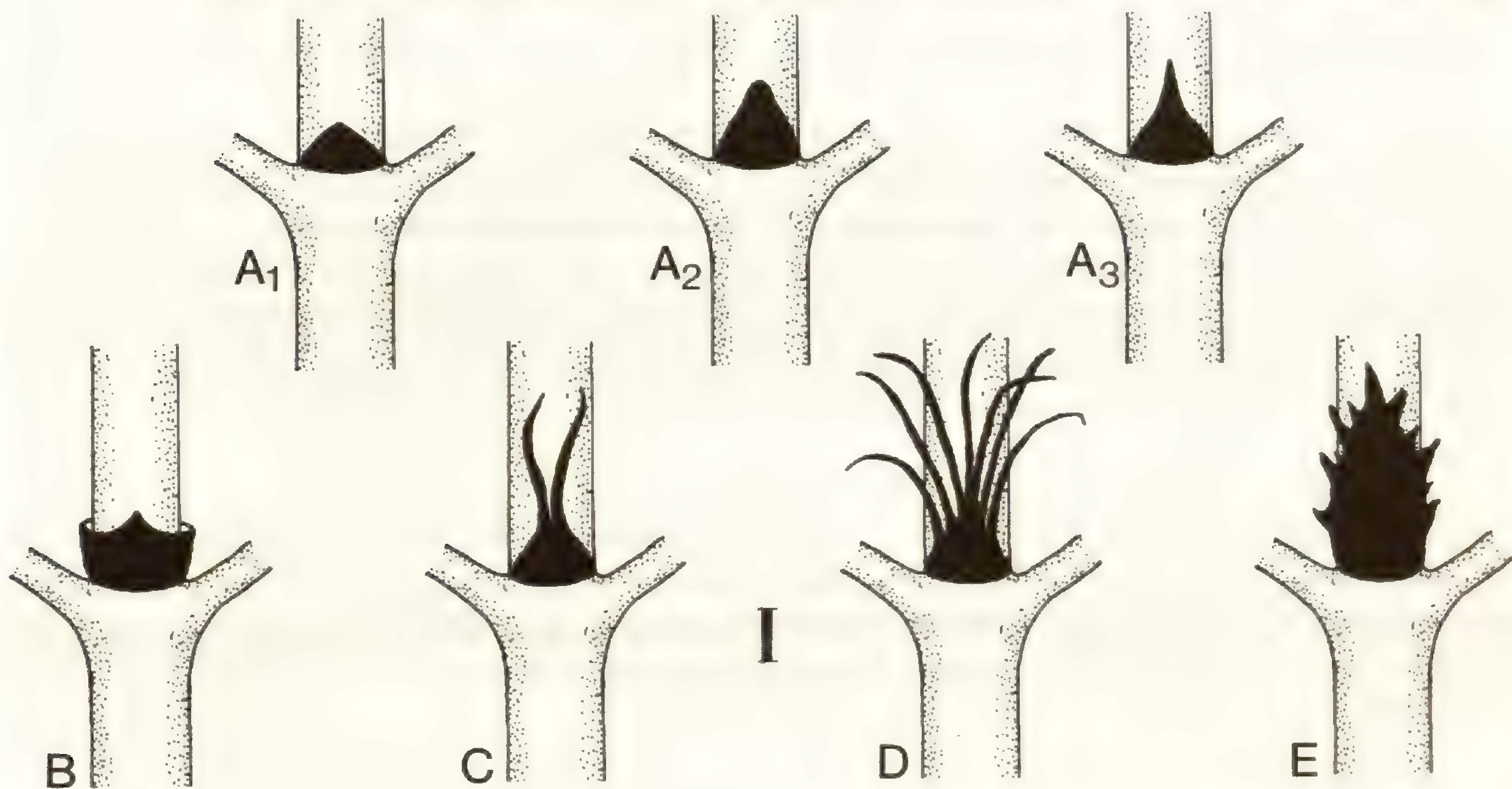


Fig. 2. — Stipule types in **Danais**. **A**, the most common types (A_1 ... A_3), found in the majority of species. — **B**, stipule with a connate base (**D. longipedunculata**). — **C**, bifid stipule (**D. andribensis**). — **D**, multifimbriate stipule (**D. vestita**). — **E**, stipule with laciniate margins (**D. brickavillensis**). — Semischematic (indumentum, colleters, etc. not drawn) ; scale bar : 1 mm (approx.).

Species **1-5** form a group of closely allied species (subsequently referred to as " *Danais microcarpa* group ") distinguished by small flowers, fruits and seeds (cf. Fig. 3 and 4) and essentially terminal inflorescences.

Species **6** might be loosely linked to the " *Danais microcarpa* group " but species **7-9**, although exhibiting certain character agreements (rather small, thin-walled capsules, inflorescences), do not appear to show a very obvious and close relationship to the former.

1. **Danais rhamnifolia** Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 164 (1883) ; DRAKE *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 454,2* (1898) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 10 (1941).

— *Danais chapelieri* DRAKE, Bull. Soc. Bot. France 45 : 347 (1898, publ. 1899), *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 451A,1* (1900). Types : *Chapelier s.n.*, Madagascar, without locality (lecto-, P!, selected here) ; *du Petit-Thouars s.n.* (syn-, P!) ; *Humblot 227* (syn-, P!).

TYPE : *Baron 919*, Madagascar, " Central Madagascar " (holo-, BM! ; iso-, K!, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 15 m long, glabrous or puberulous when young but soon glabrescent. Leaves decussate ; leaf-blades ± membranous or occasionally very thinly coriaceous, (ob)ovate to elliptic, (20-)40-110 × (10-)20-55 mm, shortly acuminate to acute, seldom ± rounded at the apex, (gradually) narrowed to the base, glabrous above or only a few hairs on the midrib, lower surface hairy on the veins to glabrescent, venation mostly raised and prominent below, blades often distinctly discolorous (paler below than above) ; petioles (2-)5-12 mm long, glabrous to puberulous ; stipules broadly triangular to ± deltoid, to ca. 2(-2.5) mm long, mostly glabrous.

Inflorescences terminal and also axillary, especially the terminal inflorescences often extensive, ± panicle-like and pyramidal (to ca. 13 × 9 cm), many-flowered ; peduncles and pedicels glabrous or sometimes puberulous, the former to ca. 30(-80) mm long, the latter often only 1 mm or less ; ultimate bracts ± linear, often < 1mm long. Flowers fragrant, 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes (narrowly) triangular, ca. 0.4-0.7 mm long, erect to ± spreading, often puberulous. Corolla tube greenish- to yellowish-white, lobes orange, red-orange or red ; tube 2.5-5 mm long, cylindrical and ± filiform, ca 0.3-0.5 mm wide at the base, ca 0.5-1.3 mm wide above in short-styled and ca 0.7-1.5 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes narrowly (ob)lanceolate, 1.3-2.5 × 0.5-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 2-4.2 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 0.5 mm long. Style plus stigmas 5-8.5 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 1.5-2 mm long. Ovary subglobose, ca. 0.3-0.7 mm long, often puberulous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 2.5-3.5 mm in diam., glabrescent to glabrous. Seeds dark brown, 0.6-1 mm in diam., with an irregularly lacerate, sometimes ± elongated circumferential wing. — B & P - Fig. 3, *E* ; 11, *A*.

Pollen : 3(-4)-colporate ; average diam. : 12-14 μm (B & P - Fig. 15, *J*).

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In eastern lowland rain forest (" forêt orientale ") and also, at higher altitudes (Central Plateau), in forest with *Weinmannia* and *Tambourissa* ; occasionally in disturbed, secondary sites. — Alt. : 0-1700(-2200) m. — Flowers July, February-May ; fruits July, October-November, January, May-June.

DISTRIBUTION (Fig. 1, *B*) : Endemic to East Madagascar and occurring from the North to the extreme Southeast.

Critical remarks : *D. rhamnifolia* is normally readily distinguished from the very close species pair *D. microcarpa-D. ligustrifolia* by its larger, mostly ± membranous leaves, generally more extensive inflorescences and its flowers with typically very thin, filiform and often relatively longer corolla tubes.

As already noted by Bremekamp (1948), this species is very closely allied to the African mainland species *D. xanthorrhoea*.

Material examined. - Madagascar : Ankaizinana [S 14.30, E 48.55], *Decary 1879* (P) ; Marojejy Res., N from Ambatoharana [S 14.31, E 49.37], *Nicoll 628* (K, MO, P) ; Imerimandroso Canton, R.N. III [S 17.26 c, E 48.35], *Réserves Naturelles Mad RN 3772* (P) ; Ambatondrazaka Distr., Manakambahiny Est, Ankasina [S 17.46, E 48.40], *Réserves Naturelles Mad RN 1912* [" *38* "] (P) ; from Manakambahiny [Est] to Nonokambo [S 17.46, E 48.42 c], *Cours 2352* (P) ; Station Alaotra [S 17.55 c, E 48.20 c], *Dequaire 27884* (P) ; Ambatohanaranana, nr. Antsevabe [S 17.58, E 48.32], *Cours 4047, 4114* (both P) ; Analamazaotra forest [S 18.56, E 48.25], *Boiteau 127 C* (P) ; Perinet, *Peltier & Peltier 3246* (P) ; Sakamaloto, *Service Forestier Mad SF 3303* (P) ; Beforona [S 18.58, E 48.35], *Decary 18026* (P) ; Ankaratra massif, Manjakatompo forest [S 19.22, E 47.18], *Humbert & Capuron 30298 bis* (P) ; Anosibe, S of Moramanga [S 19.26, E 48.13], *Decary 18462* (P) ; Ranomafana, between Fianarantsoa and Ifanadiana, 50 km E of Fianarantsoa, on Mananjary rd. [S 21.15, E 47.28], *Nicoll 108* (K, MO, P), *Phillipson 2179* (K, MO) ; Fianarantsoa Prov., Ampamaherana [S 21.26 c, E 47.05 c], *Service Forestier Mad SF 2069* (P) ; Ambalavao Dist., Vohitsaoka Canton, Antaranonby [S 22.02, E 46.43], *Réserves Naturelles Mad RN 9337* (P) ; Ivohibe Distr., Bevolombava, Antambohobe [S 22.20, E 46.47], *Réserves Naturelles Mad RN 9031* (P) ; Angondongodona [S 22.24, E 46.53], *Cours 5186* (P) ; Ivohibe [S 22.29, E 46.52], *Perrier de la Bâthie 12593* (P) ; forest E of Ivohibe, *Humbert 3158* (P) ; Vohibory chain, W of Ivohibe [S 22.34, E 46.43], *Humbert 3134* (P) ; Farafangana Prov., Ivongo [S 22.30, E 47.02], *Réserves Naturelles Mad RN 7176* (P ; atypical) ; Vondrozo [S 22.49, E 47.20], *Decary 3841* (P), *5055* (BR, P) ; Benanorema [nr. Vangaindrano] [S 23.21, E 47.36], *Lantz s.n.* (P) ; Androy Distr., Esira Canton, R.N. XI [S 24.20 c, E 46.42 c], *Réserves Naturelles Mad RN 5160* (P) ; Chaines Anosyennes, Fort Dauphin - Ranamafona rd., km 1-28 from route 10 [S 24.34, E 46.55 c], *Croat 31802* (MO) ; Fort Dauphin Distr., Ifarantsa Canton, R.N. XI [S 24.56, E 46.52], *Réserves Naturelles Mad RN 2910* (P) ; Fort Dauphin [S 25.02, E 47.00], *Cloisel 203* (BM, P ; atypical), *Scott Elliot 2638* (K). — Not traced : Angalampena, *Scott Elliot 2164* (P ; atypical). — No locality given (or only " Central Madagascar ") : *Baron 919* (BM, K, P), *2468* (K × 2, P) ; *Chapelier s.n.* (P) ; *du Petit-Thouars s.n.* (P) ; *Homolle 1789* (P) ; *Humblot 227* (P) ; *Lastelle s.n.* (P) ; *Prince H d'Orléans s.n.* (P).

2. **Danais ligustrifolia** Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 162 (1883) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 12 (1941).

Types : *Lyall 123 bis*, Madagascar, Central Madagascar [in the province of Imerina] (lecto-, K!, selected here) ; *Baron 494* (syn-, P!), *1073* (syn-, K!, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched glabrous stems to ca. 25 m long. Leaves decussate ; leaf-blades (thinly) coriaceous, elliptic, obovate, ovate to lanceolate-ovate, (32-)40-100(-120) × 15-40(-45) mm, shortly acuminate to acute at the apex, cuneate to gradually narrowed to the base, glabrous above and below ; petioles 3-10 mm long, glabrous ; stipules ± deltoid, to 2(-2.5) mm long, glabrous.

Inflorescences terminal and sometimes also some axillary inflorescences below ; the terminal inflorescences either extensive, many-flowered, rather lax and ± (broadly) pyramidal

(to ca. 14 × 10 cm) or fewer-flowered, smaller, more compact and narrower ; peduncles and pedicels glabrous or sometimes puberulous, the former to ca. 35 mm long, the latter often only 1 mm or less ; ultimate bracts ± linear, often < 1mm long. Flowers, fragrant, 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes (narrowly) triangular, lanceolate to almost spathuliform, ca. (0.5-)0.7-2.5 mm long, erect to ± spreading, mostly glabrous. Corolla tube (greenish-)white, lobes yellowish or orange ; tube 3-4.5 mm long, funnel-shaped, ca. 0.6-0.9 mm wide at the base, ca. 0.9-1.8 mm wide above in short-styled and ca. 1.5-2 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes oblong, 1.5-2 × 0.8-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. (1.5-)2-3.8 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 0.7-0.8 mm long. Style plus stigmas 6-8 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 1-1.5 mm long. Ovary subglobose, ca. 0.5-1 mm long, mostly glabrous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 3-3.5 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, 0.7-1.1 mm in diam., with an broad irregularly lacerate, sometimes ± elongated circumferential wing. — **B & P** - Fig. 10, *C* ; 11, *B-D*.

Pollen : 3(-4)-colporate ; average diam. : 12-15 μm.

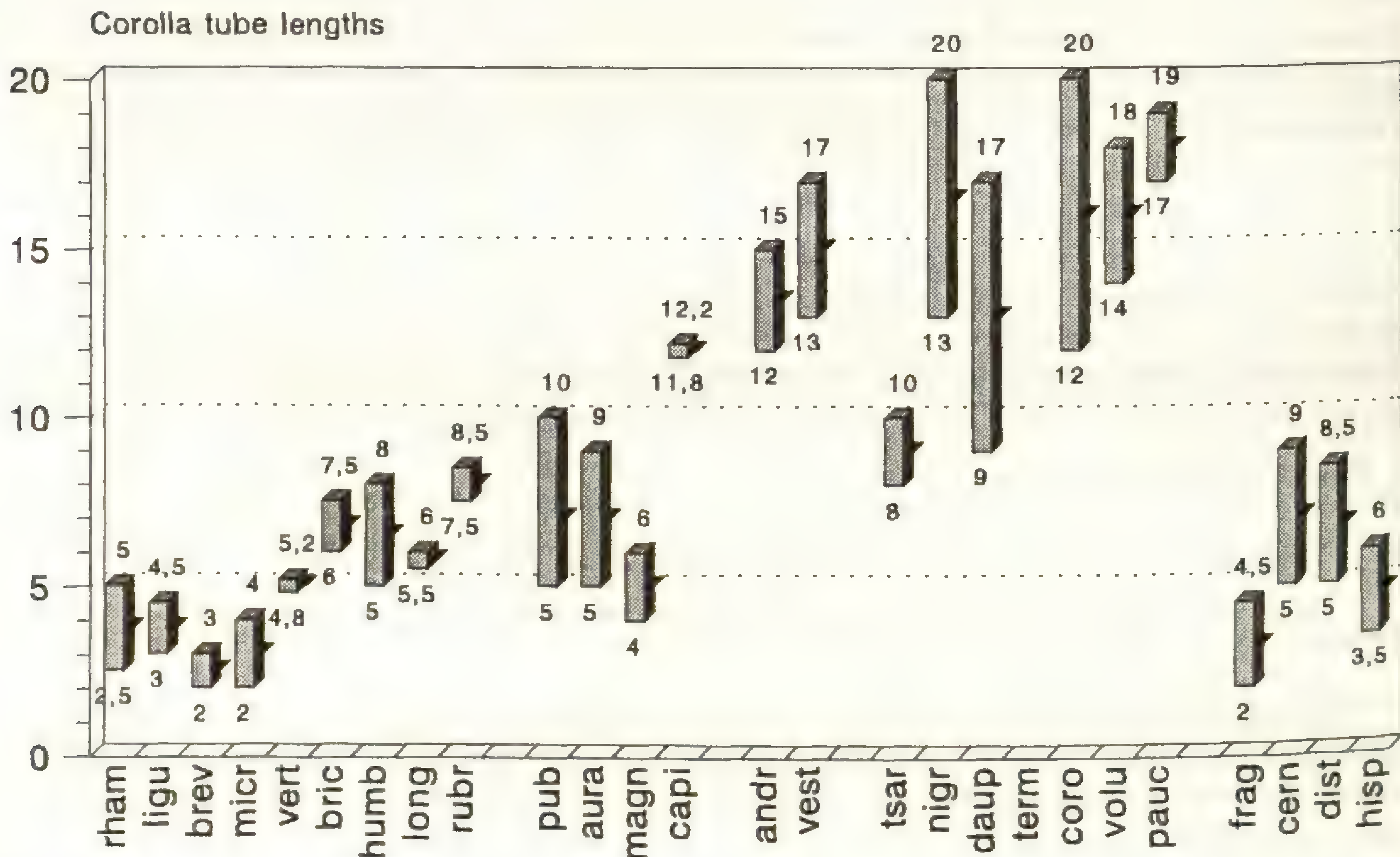


Fig. 3. — Corolla tube lengths of **Danais** species. — Minimum, maximum and average lengths in mm ; sequence of species as in the text (blanks : no data available).

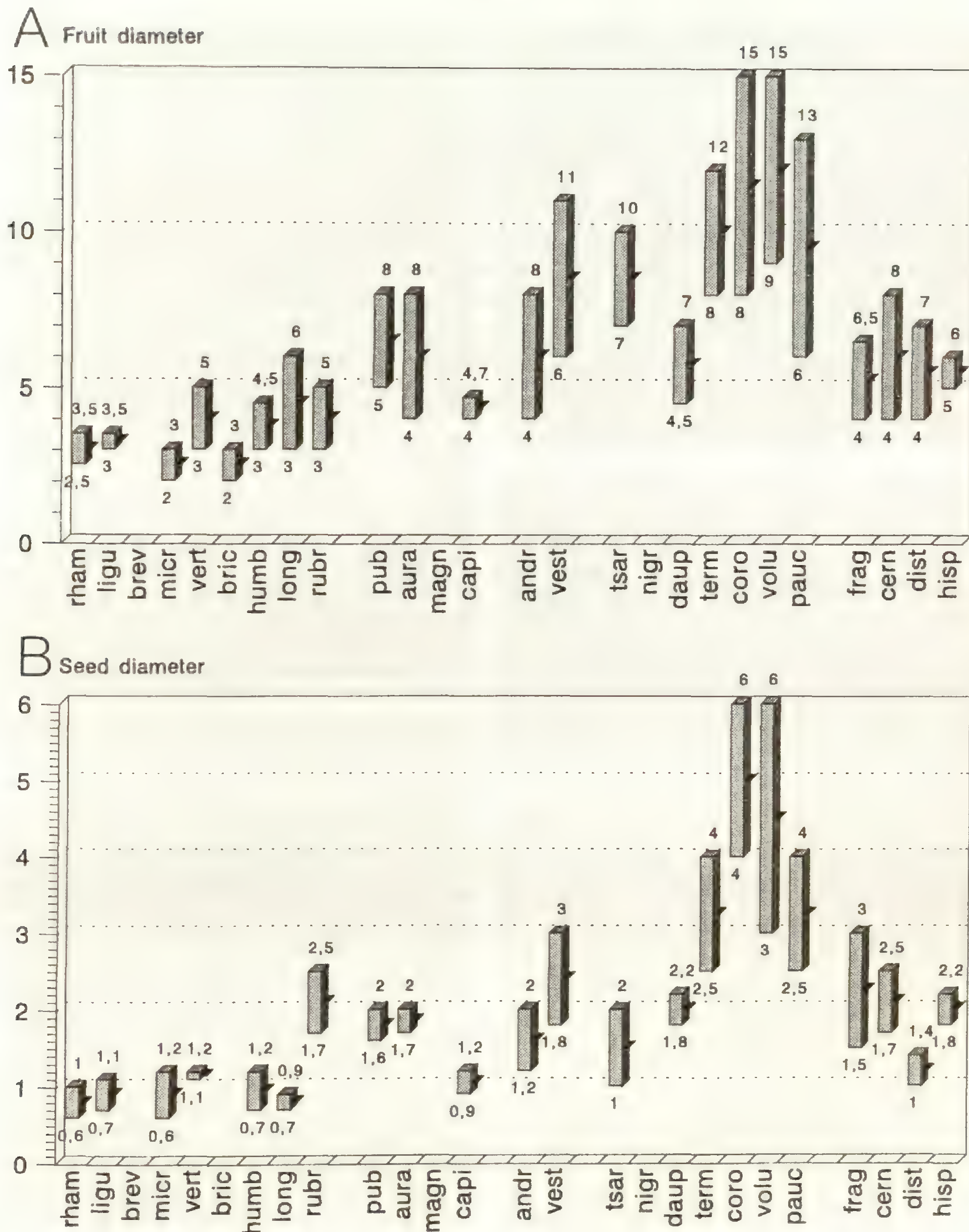


Fig. 4. — Fruit (**A**) and seed diameters (**B**) of **Danais** species. — Minimum, maximum and average lengths in mm; sequence of species as in the text (blanks : no data available).

Ecology and phenology : Mostly in eastern lowland rain forest (" forêt orientale "), sometimes in valleys and ravines ; also in savoka vegetation. — Alt. : 0-1040 m. — Flowers July, September (October), March-June ; fruits October, February, April, June.

Distribution (Fig. 1, *C*) : Endemic to Madagascar.

Critical remarks : *D. ligustrifolia* is rather variable in its inflorescences, ranging from extensive, lax and many-flowered to rather compact and fewer-flowered, and in leaf size ; also the shape and size of the calyx lobes vary considerably. The latter, however, typically are longer than in the other members of the *D. microcarpa* group ; *D. ligustrifolia* is the only species in the group, in which the calyx lobes are occasionally almost spathuliform in shape.

The species is not only very similar to *D. breviflora* but also exhibits an undeniable and close relationship to *D. microcarpa.* — See the respective species for further comments.

Material examined. — Madagascar : from Andapabe to Anosivola [S 14.13, E 49.43], *Cours 4447, 4451* (P) ; Nosy Mangabe [S 15.30, E 49.46], *Schatz 1608* (MO), *2730* (K, MO) ; Vavatenina Distr., Sahatavy Canton [S 17.27, E 49.00], *Réserves Naturelles Mad RN 11347* (P) ; Didy forest [S 18.07, E 48.32], *Catat 1740* (P ; atypical) ; around Anivorano [S 18.44, E 48.58], *Perrier de la Bâthie 14735* (P) ; La Mandraka [S 18.55, E 47.46], *Herb. Jard. Bot. Tana 3341* (P), *Homolle X 1* (P), *Dorr et al. 3708* (K, MO ; approaching *D. microcarpa*) ; Analamazaotra forest [S 18.56, E 48.25], *d'Alleizette 927 M* (P), *Perrier de la Bâthie 6932* (P ; atypical), *Viguier & Humbert 773* (P) ; Toamasina Prov., Andasibe (Perinet) [S 18.56, E 48.25], *Benoist 1215* (P) ; NNW of Izouard Graphite Mine, on rd. to Mantady hill [S 18.53, E 48.28], *Lowry & Schatz 4299* (K, MO) ; NE of Graphite Mine, *Phillipson 2123* (K, MO) ; Antsahatsaka [Moramanga - Perinet] [S 18.58, E 48.17], *Service Forestier Mad SF 3520* (P) ; Beforona [S 18.58, E 48.35], *Decary 20* (P) ; Sakaleona valley [S 20.35 c, E 48.25 c], *Decary 14191* (P), *14328* (P ; mixed with *D. humblotii*) ; Ranomafana, between Fianarantsoa and Ifanadiana [S 21.15, E 47.28], *Phillipson 2157* (MO) ; Ampamaherana, Fianarantsoa [S 21.26 c, E 47.05 c], *Service Forestier Mad SF 2076* (P) ; nr. Ambohimahamasina [S 21.56, E 47.11], *Herb. Jard. Bot. Tana 4524* (P) ; Ambalavao Distr., Sendrisoa Canton, R.N. V [S 22.00 c, E 46.57 c], *Réserves Naturelles Mad RN 3073* (P). — No locality given (or only " Central Madagascar " or " Central Plateau ") : *Baron 494, 894, 5644, 6601* (all P), *1073* (K, P) ; *Hodgkin & Stansfield 310* (K) ; *Homolle 491* (P) ; *Humblot 221* (K, P ; a different collection, not *Danais*, in W) ; *Lastelle s.n.* (P) ; *Lyall 123 bis, s.n.* (both K).

3. **Danais breviflora** Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 163 (1883) ; Drake *in* Grandidier, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 454,1* (1898) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 9 (1941).

Type : *Lyall 225*, Madagascar, [in the province of Imerina] (holo-, K!).

Presumably a climbing shrub, length of the glabrous, terete stems unknown. Leaves decussate ; leaf-blades (thinly) coriaceous, obovate, 60-110 × 25-45 mm, acute at the apex, gradually narrowed to the base, glabrous above and below ; petioles 5-10 mm long, glabrous ; stipules deltoid, ca. 1-1.8 mm long, glabrous.

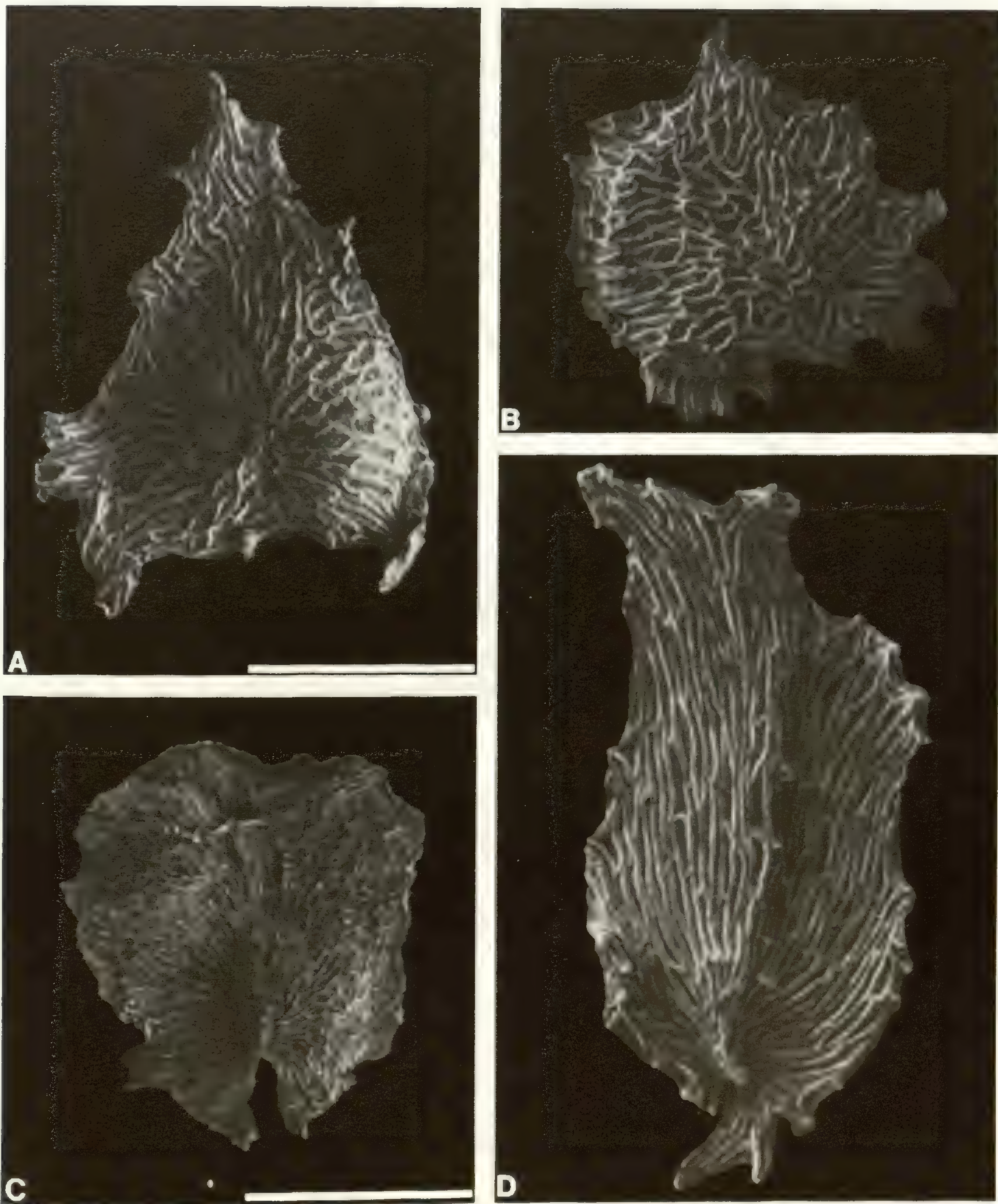


Fig. 5. Seeds of **Danais** species. — **A-B, D microcarpa,** A, from above ; **B**, from below (both : *Homolle 93*, P). — **C, D. vestita** (*Decary 18269*, P), from below. — **D, D. pubescens** (*Baron 1375*, P), from below. — Scale bars : 1 mm (C) ; 0.5 mm (A = B = D).

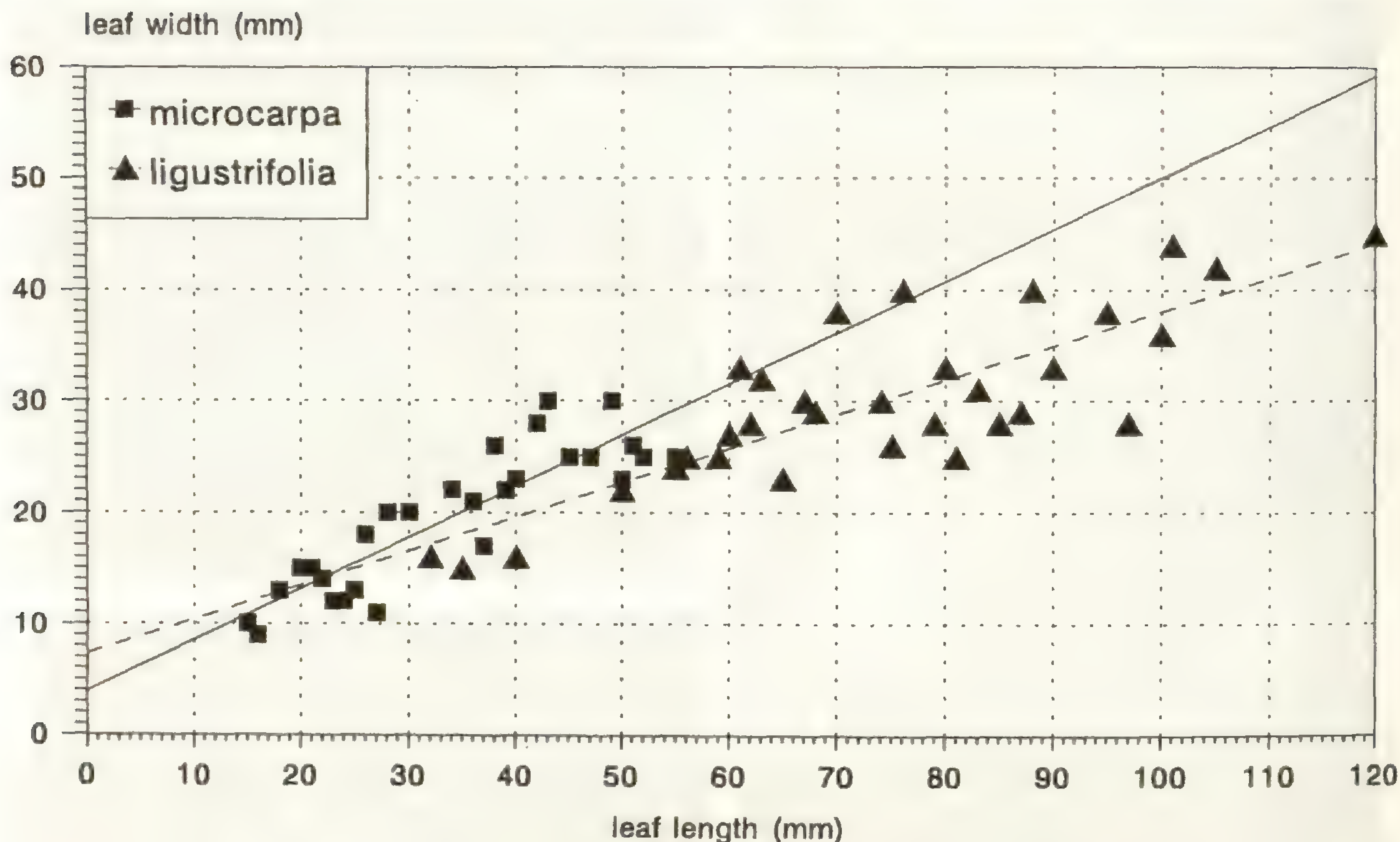


Fig. 6. — Leaf-blade lengths and widths of the closely allied species pair **Danais ligustrifolia** and **D. microcarpa**. — Lengths and widths of individual leaves of different collections; the diagonal lines (solid line : *D. microcarpa*; interrupted line : *D. ligustrifolia*) represent the averaged length to width ratios.

Inflorescences terminal and extensive, many-flowered, ± pyramidal, ca. 90 × 60 mm, axes puberulous; peduncles to 20(-30) mm long, pedicels to ca. 1 mm long; ultimate bracts linear-lanceolate, to ca. 2 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes linear-lanceolate, ca. 1-1.5 mm, glabrous. Corolla colour unknown; tube ca. 2-3 mm long, funnel-shaped, ca. 1-1.5 mm wide at the base and ca. 1.8-2.2 mm wide above in short-styled flowers, glabrous outside, densely pilose at the throat; base of tube with splits; lobes oblong, ca. 1.5 × 0.8-1 mm, glabrous outside. Stamens exserted for ca. 2 mm in short-styled flowers; anthers ca. 0.7-1 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers not seen). Ovary subglobose, < 1 mm long, glabrous.

Mature fruits and seeds unknown.

Pollen : 3-colporate; average diam. : 11-14 μm.

Ecology and phenology : No data available.

Distribution : Endemic to Central Madagascar.

Critical remarks : *D. breviflora*, only known from the type, is originally described as a " forest shrub ". Baker may have merely guessed from the branchlets on the type sheet that

the plant is a " normal " shrub (the label bears no information on habit). In view of the fact that many other *Danais* species described by BAKER as " shrubs " or even " trees " have since been found to be ***climbing*** shrubs or woody lianas, it is highly probable that this also applies to *D. breviflora*.

The species is undoubtedly most closely allied to *D. ligustrifolia* and perhaps not specifically distinct. The only significant difference between the two seems to be that the only known collection of *D. breviflora* has shorter corolla and relatively wider tubes than *D. ligustrifolia* (*D. breviflora* has corolla tubes that are shorter than in any other species of the genus, cf. Fig. 3). Apart from the differing corolla tube length, several collections of *D. ligustrifolia* closely approach *D. breviflora* in their character states.

4. **Danais microcarpa** Baker. — Fig. 5, *A-B*.

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 163 (1883) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 13 (1941).

TYPES : *Baron 1140*, Madagascar, [forest of Andrangaloaka] (lecto-, BM!, selected here ; isolecto-, P!), *Baron 1340* (syn-, K!, P!), *Parker s.n.* (syn-, n.v.) ; *Bojer s.n.*, province of Betanimena (syn-, K !, W!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 5 m long, glabrous or sometimes puberulous when young but soon glabrescent. Leaves decussate ; leaf-blades (thinly) coriaceous, obovate, ovate to ± elliptic, 15-55 × 9-30 mm, shortly acuminate to acute, seldom ± rounded at the apex, cuneate at the base or very gradually narrowed to the base, mostly entirely glabrous above and below ; petioles 1-5(-10) mm long, glabrous ; stipules ± deltoid, usually not more than 1 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal and also axillary, especially the terminal inflorescences often quite extensive (to ca. 8 × 4 cm) and rather many-flowered, ± cylindrical to ± pyramidal, but sometimes also more reduced and fewer-flowered ; peduncles and pedicels glabrous or sometimes puberulous, the former to ca. 20 mm long, the latter often only 1 mm or less ; ultimate bracts ± linear, often < 1 mm long. Flowers, 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes (narrowly) triangular, ca. 0.5-1.1 mm long, erect to ± spreading, glabrous. Corolla tube greenish-white to yellowish-green, lobes yellowish or orange ; tube 2-4 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.5-0.7 mm wide at the base, ca. 0.7-1.1 mm wide above in short-styled and ca. 0.9-1.4 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes oblong, 1.5-2 × 0.7-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 2-2.5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 0.7 mm long. Style plus stigmas 5-6.5 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 1 mm long. Ovary subglobose, ca. 0.5-0.9 mm long, mostly glabrous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 2-3 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, 0.6-1.2 mm in diam., with an irregularly lacerate, sometimes a little elongated to ± triangular circumferential wing.

Pollen : 3-colporate ; average diam. : 11-18 μm.

Ecology and phenology : In or at the edge of forest remnants of the Central Plateau, also in " dry forest of the western slopes " over gneiss and quartzite ; occasionally also in remnants of eastern lowland rain forest (" forêt orientale "). — Alt. : 800-2000 m. — Flowers July-August, November-January, March, May-June ; fruits July-September, December, April.

Distribution (Fig. 1, *D*) : Endemic to Madagascar.

Critical remarks : The species is sometimes difficult to distinguish from its close ally *D. ligustrifolia*. While " typical " collections of either species pose no problems (differing, inter alia, in leaf size, fruit diameter and calyx lobe length), some specimens show overlaps in certain character states such as leaves (see below), corolla tube shape and size, etc.

Leaves of *D. microcarpa* are typically smaller than those of *D. ligustrifolia*. Moreover, they normally also show a difference in the length to width ratio. *D. microcarpa* most often has leaves that are less than twice or twice as long as wide (on average, the ratio is 2 : 1), those of *D. ligustrifolia* tend to be relatively longer and narrower (length to width ratio more than 2 : 1 ; cf. Fig. 6).

Material examined. — Madagascar : Ankaizinana forest [S 14.30, E 48.55], *Decary 1960* (P) ; Ambodimanga, Anivoranotely [S 17.25 c, E 49.02], *Vigreux 15489* (P) ; Zahamena, R.N. III [S 17.40 c, E 48.45 c], *Decary 16487* (P ; atypical) ; Lac Alaotra [S 17.50 c, E 48.25 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 4034* (P) ; Ambatondrazaka Distr., Ankaroka [S 17.50 c, E. 48.30 c], *Cours 167* (P) ; Ambatohanaranana, nr. Antsevabe [S 17.58, E 48.32], *Cours 4098* (P) ; Tampoketsa d'Ankazobe, P.K 181 [S 17.53 c, E 47.03 c], *Jacquemin 1249* (P), *Decary 19290* (P) ; 7 km E Anjozorobe [S 18.22, E 47.52], *Schatz et al. 1391* (K, MO) ; between Fenoarivo [S 18.26, E 46.34] and Miarinarivo [S 18.47, E 46.55], *Decary 7649* (P) ; La Mandraka [S 18.55, E 47.46], *Benoist 1625* (P), *d'Alleizette 892 M* (P), *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850824-1/7* (TAN, WU) ; Toamasina Prov., Andasibe (Perinet), NE of Graphite Mine [S 18.53, E 48.28], *Phillipson 2119* (K, MO) ; Analamazoatra forest [S 18.56, E 48.25], *Perrier de la Bâthie 4005, 6906, 6929* (all P) ; Befoza nr. Perinet, *Service Forestier Mad SF 2645* (P) ; Andrangaloaka forest [S 19.02, E 47.55], *Baron 1140* (BM, P) ; Ambatolampy rd., km 39 [S 19.10 c, E 47.30], *Bosser 6145, 6146* (both P) ; S of Tananarive, Iharanandriana, Behenjy [S 19.12, E 47.29], *Capuron SF 27392* (P) ; Vavavato (Ankaratra) [S 19.22 c, E 47.18c], *Perrier de la Bâthie 13943* (P) ; Ankaratra, Manjakatompo [S 19.22, E 47.18] *Benoist 446, 450* (both P), *Bosser 15257* (P) ; river E of Tsiafajavona, *Perrier de la Bâthie 13542* (P) ; Mania basin [S 19.45 c, E 45.50 c], *Perrier de la Bâthie 12527* (P) ; between Antsirabe and Ambositra, PK 238 [S 20.25 c, E 47.10 c], *Bosser 9822* (P) ; around Ambatofinandrahana [S 20.33, E 46.48], *Decary 13238* (P) ; between Ambatofinandrahana and Itremo [S 20.34 c, E 46.40 c], *Bosser 9876* (P) ; mts. W of Itremo (W Betsileo) [S 20.35, E 46.30 c], *Humbert 29928* (P) ; upper Matsiatra R., *Perrier de la Bâthie 3916* (P) ; Ankafana [Tsarafidy canton] [S 21.48, E 47.15], *Deans Cowan s.n.* (BM × 2). — Not traced : Prov. Betani-mena, *Bojer s.n.* (K ; W, mixed with *D. cernua*). — No locality given (or only " Central Madagascar " or " Central Plateau ") : *Baron 1340* (K, P) ; *Blackburn s.n.* (K) ; *Campenon s.n.* (P) ; *Homolle 93, 1783* (both P).

5. **Danais verticillata** Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 164 (1883) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 10 (1941).

Types : *Parker s.n.*, Madagascar, forest of Andrangaloaka (lecto-, K!, selected here) ; *Baron 1307* (syn-, P !).

Presumably a climbing shrub with distinctly 4-angular, almost winged, glabrous stems ca. 1.5-2.5 m long. Leaves subsessile, strictly in whorls of 4 ; leaf-blades ± membranous to thinly coriaceous, obovate to obovate-lanceolate, 30-65 × 10-25 mm, shortly to long acuminate at the apex, cuneate at the base, glabrous ; stipules deltoid, ca. 2-5 mm long.

Inflorescences terminal and extensive, many-flowered, ± pyramidal, to ca. 14 × 7 cm ; sometimes, in addition, also smaller axillary inflorescences below ; peduncles and pedicels glabrous, the former to 25 mm long, the latter ca. 1-5 mm long, thin ; ultimate bracts linear-lanceolate, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly triangular to linear-lanceolate, ca. 1 mm or less long. Corolla colour unknown ; tube ca. 4-5 mm long, narrowly funnel-shaped, ca. 0.5 mm wide at the base and ca. 1 mm wide above in short-styled flowers, glabrous outside ; lobes oblong, ca. 2 × 0.8 mm, glabrous. Stamens exserted for ca. 2.5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers not seen). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

Capsule thin-walled, subglobose, 3-5 mm in diam., glabrous. Seeds brown, ca. 1.2 mm in diam., with an irregular, somewhat elongated circumferential wing.

Ecology and phenology : In eastern lowland rain forest (" forêt orientale ") ; also in forests of the Central Plateau ? - No data on altitudes and flowering and fruiting period.

Distribution (Fig. 1, *E*) : Endemic to Madagascar.

Critical remarks : *D. verticillata* is one of the most easily recognized and distinct species of the genus (leaves invariably in whorls of four ; stems angular to almost winged). On account of its small flowers, fruits and seeds and terminal inflorescences it, however, undoubtedly belongs to the " *D. microcarpa* group ".

The species is apparently very rare (and perhaps now extinct ?). A single collection (*Cours 4903*) is the only record of *D. verticillata* from the present century.

Material examined. — Madagascar : Andrangaloaka forest [S 19.02, E 47.55], *Baron 1307* (P), *Parker s.n.* (K). — Imprecise locality : itinéraire de Didy [S 18.07, E 48.32] à Brickaville [S 18.49, E 49.04], *Cours 4903* (P).

6. **Danais brickavillensis** Leroy ex Puff & Buchner, *sp. nov.* — Fig. 2, *E*.

— *Danais brickavillensis* Leroy, *nom. nud. in herb.*

D. rhamnifolia *affinis sed stipulis marginibus laciniatis et floribus longioribus differt.*

Type : *Cours 4538*, Madagascar, Brickaville Distr., Ambalarondra Canton, Andranampony to Ambodimangaroa, 23.IV.1951 (holo-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 5 m long ; at least younger parts densely covered with greyish to brownish long shaggy hairs. Leaves decussate ; leaf-blades ± membranous, broadly elliptic to ovate, 60-120 × 25-55 mm, gradually narrowed

to the apex and to the base, rather densely covered with longish, ± curled hairs below (especially on veins), indumentum less dense and shorter above, venation raised and prominent below; petioles 8-12 mm long, hairy; stipules rounded, mostly hairy, ca. 5-9 mm long, the margins laciniate, with several to ± many colleter-tipped appendages to ca. 2 mm long, stipules deciduous.

Inflorescences in the axils of foliage leaves and terminal, flowers many in, at first, tightly congested, ± globose pedunculate clusters (usually less dense in fruit); peduncles to 40 mm long, hairy, actual pedicels ± 0; bracts ± foliaceous in the lower inflorescence portions and linear-lanceolate above, to ca. 5 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx narrowly lanceolate, 1-2.5 mm long, hairy, ± erect. Corolla tube white, lobes lilac; tube 6-7.5 mm long, ± cylindrical, ca 0.4-0.5 mm wide at the base and ca. 0.7-0.8 mm wide above in short-styled flowers, with a few hairs on the outside or ± glabrous; lobes narrowly lanceolate, ca. 2-2.2 × 0.7-0.8 mm, with a few hairs on the outside or ± glabrous. Stamens exserted for ca. 3 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers unknown). Ovary subglobose, ca. 0.8-1 mm long, hairy.

Capsule ± thin-walled, subglobose, 2-3 mm in diam., sometimes somewhat compressed laterally, glabrescent to glabrous. Seeds unknown.

Ecology and phenology: In savoka in the eastern lowland rain forest (" forêt orientale ") area; no further detailed information available. — Alt.: presumably < 100 m. — Flowers April; fruits June.

Distribution (Fig. 1, *F*): Endemic to East Madagascar.

Critical remarks: This apparently quite rare species (only known from one flowering and one fruiting collection) is unusual in the structure of its stipules (Fig. 2, *E*; unique in the genus).

Its placement in the *D. microcarpa* group is somewhat debatable: while the small fruits support a placement in the group and the habit suggests a position possibly ± near *D. rhamnifolia*, it differs from *D. microcarpa* and its closest allies not only in its stipules (see above) but also in its characteristic stem and leaf indumentum and in its longer corolla tubes.

Material examined. — Madagascar: Brickaville Distr., Ambalarondra Canton, Andranampony to Ambodimangaroa [S 18.27, E 49.01], *Cours 4538* (P); Sakaleona valley [S 20.35 c, E 48.25 c], *Decary 14198* (P).

7. **Danais humblotii** [" humbloti "] Homolle

Not. Syst. (Paris) 5: 283 (1936); Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24: 10 (1941).

Types: *Humblot 172*, Comoro Isl., without locality (lecto-, P!, selected here; isolecto-, BM!, K!) [1]; *Perrier de la Bâthie 3850*, Madagascar, Manongarivo massif (syn-, P!).

1. Homolle erroneously gives " *1172* " as collection number.

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 8 m long, glabrous or less often puberulous when young; stems and leaves sometimes foetid when crushed. Leaves decussate; leaf-blades membranous, ovate (-lanceolate), elliptic or sometimes obovate, 55-110 × (20-)25-45(-60) mm, acute to long acuminate at the apex, (gradually) narrowed to the base, glabrous above and below or, seldom, some hairs on the midrib below; petioles 3-12(-20) mm long, mostly glabrous; stipules triangular to ± deltoid, ca. 1-2 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal but often also some smaller axillary inflorescences below, especially the terminal inflorescences often extensive and rather many-flowered, rounded to broadly pyramidal (to ca. 8 × 8 cm), not uncommonly broader than high; peduncles and pedicels glabrous, the former to ca. 30 mm long, the latter ca. 0.5-2 mm long; ultimate bracts ± linear, often < 1 mm long. Flowers, 5-merous, heterodistylous; calyx sometimes with a short, indistinct basal tubular part, lobes narrowly to ± broadly triangular, ca. 0.5-1.1 mm long, ± erect to spreading, glabrous or margins with short hairs. Corolla tube greenish or greenish-brown, lobes orange or red; tube 5-8 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca 0.4-0.8 mm wide at the base, ca. 0.8-1.4 mm wide above in short-styled and ca. 1.2-1.6 mm in long-styled flowers, outside glabrous, ± densely pilose in the throat, particularly in long-styled flowers; base of tube with splits; lobes oblong, 2-4.5 × 0.8-1.2 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3.5-5 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1-1.6 mm long. Style plus stigmas 7-10 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca 0.7-1.2 mm long, glabrous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 3-4.5 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown to blackish, 0.7-1.2 mm in diam., with an irregularly lacerate circumferential wing. — B & P - Fig. 3, *F-G*.

Pollen : 3-colporate; average diam. : 12-16 µm.

Ecology and phenology : In eastern lowland rain forest (“ forêt orientale ”) and also, at higher altitudes (Central Plateau), in forest with *Weinmannia* and *Tambourissa* and in montane cloud forest; sometimes in secondary vegetation such as savoka. — Alt. : (?0-)500-1400 m. — Flowers April-October; fruits May-August, November.

Distribution (Fig. 7, *A*) : Endemic to Madagascar and the Comoro Islands.

Critical remarks : Although rather widely distributed, *D. humblotii* is only moderately variable in characters of both the vegetative and fertile region; collections from the Comores do not exhibit any significant differences to those from Madagascar.

The species is well distinguished by the character combination essentially terminal, frequently quite extensive and many-flowered inflorescences, small fruits and seeds, and rather thinnish leaves. It may be loosely linked to the *D. microcarpa* group but there are certain disagreements (notably its longer corolla tubes).



Fig. 7. — Distribution of **Danais** species. — **A, D. humblotii.** — **B, D. longipedunculata** and **D. rubra** (*). — **C, D. capituliformis**. — **D, D. aurantiaca**. — **E, D. magna**. — **F, D. pubescens**. — In A-D and F the dotted line marks the border between the East and West Malagasy Region, in E the western border of the Eastern Domain of the East Malagasy Region.

Material examined. — Comores : Grande Comore, *Boivin s.n.* (P), *Doutrelepont 1099* (BR) ; Anjouan, *Benson s.n.* (BM), *Lavanchie s.n.* (P). — No locality given : *Humblot 172* (BM, K, P). — Madagascar : Massif de Manongarivo [S 14.00 c, E 48.25 c], *Perrier de la Bâthie 3850* (P) ; Bealanana Distr., Mangindrano, R.N. IV [S 14.15 c, E 48.58 c], *Réserves Naturelles Mad RN 5270* (P) ; Tsaratanana Massif, from Mangindrano to Maromokotro, *Gentry 11583* (MO) ; Tamatave Distr., Ambodiriana Canton [S 17.56, E 49.17], *Réserves Naturelles Mad RN 8971* (P) ; Itinéraire de Didy [S 18.07, E 48.32] à Brickaville [S 18.49, E 49.04], *cours 4914* (P) ; La Mandraka (ca. 22 km E of Manjakandriana) [S 18.55, E 47.46], *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850824-1/9* (TAN, WU) ; Moramanga Distr., Lakato [S 18.57, E 48.13], *Decary 18198* (P) ; S of Moramanga, *Decary 18417* (P) ; Anosibe Canton [S 19.26, E 48.13], *Réserves Naturelles Mad RN 8022* (P) ; Sakaleona valley [S 20.35 c, E 48.25 c], *Decary 14209, 14299* (both P), *14328* (P, mixed with *D. ligustrifolia*) ; Ranomafana, between Fianarantsoa and Ifanadiana, 50 km E of Fianarantsoa, on Mananjary rd. [S 21.15, E 47.28], *Nicoll 103* (K, MO, P), *Phillipson 2180* (K, MO) ; Fianarantsoa, Ampamaherana [S 21.26 c, E 47.05 c], *Service Forestier Mad SF 2083* (P). — Not traced : Prov. Betani-mena, *Bojer s.n.* (K, M, W). — No locality given : *Bojer s.n.* (W) ; *Service Forestier Mad SF 2620* (P).

8. **Danais longipedunculata** Homolle. — Fig. 2, *B*.

Not. Syst. (Paris) 5 : 285 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 8 (1941) [as " *Danais pedunculata* "].

Type : *Perrier de la Bâthie 6930*, Madagascar, Analamazaotra (holo-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with much-branched glabrous stems ca. 3 (-?) m long. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, oblanceolate, obovate to ± elliptic, 80-135 × 30-70 mm, abruptly acuminate or ± rounded at the apex, (gradually) narrowed to the base, glabrous above and below ; petioles 10-20 mm long, glabrous ; stipules connate, forming a continuous sheath ca. 1 mm high (also often visible on older parts where leaves have already fallen), with triangular to ± deltoid appendages to ca. 1.5 mm long, glabrous.

Inflorescences mostly axillary and often paired in the axils of foliage leaves, sometimes also terminal, several- to many-flowered and often rather lax, rounded to ± pyramidal, individual inflorescences to ca. 14 × 9 cm, peduncles to 100 mm long, glabrous ; pedicels to ca. 2 mm long ; ultimate bracts minute, ± linear, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx sometimes with a short, indistinct basal tubular part, lobes triangular to ± deltoid, ca. 0.5-0.8 mm long, ± erect to spreading, mostly glabrous. Corolla tube greenish-white, lobes orange or red ; tube 5.5-6 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.4-0.5 mm wide at the base, ca. 0.7-1 mm wide above in short-styled and to ca. 1.2 mm in long-styled flowers, outside glabrous, ± densely pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes ± linear-lanceolate, 2-3 × 0.8-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3.5-4 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1-1.3 mm long. Style plus stigmas 6-9 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobesof long-styled flowers ca. 2.5 mm long. Ovary subglobose, ca. 0.6-0.8 mm long, glabrous.

Capsule mostly rather thin-walled, subglobose, ca. 3-6 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown to blackish, 0.7-0.9 mm in diam., with an irregularly lacerate, sometimes a little elongated circumferential wing.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In or at the edge of evergreen forest. — Alt. : 150-1200 m. — Flowers October-January, March ; fruits March, July.

DISTRIBUTION (Fig. 7, *B*) : Endemic to East Madagascar.

CRITICAL REMARKS : The species is vegetatively easily recognized by its characteristic stipules (Fig. 2, *B*) which are unique in the genus (M[me] HOMOLLE apparently overlooked this character). These, in combination with the thick, coriaceous leaves and the inflorescences with their long peduncles, provide a very good set of characters to distinguish *D. longipedunculata* from any other *Danais* species.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Vavatenina Distr., Sahatavy Canton [S 17.27, E 49.00], *Réserves Naturelles Mad RN 9832* (P) ; mt. S of Fotsialanana [S 17.46, E 48.56], *Jacquemin 211* (P) ; from Fotsialana to Manak[ambahiny] Est and Ampitanoka, *Cours 2628* (P) ; Ambatohanaranana, nr. Antsevabe [S 17.58, E 48.32], *Cours 4054* (P) ; Analamazaotra [S 18.56, E 48.25], *Perrier de la Bâthie 6930* (P) ; Farafangana, Amporoforo [S 21.29, E 47.47], *Service Forestier Mad SF 13903* (P) ; Esetra forest [S 24.28, E 47.12], *Jacquemin 1176* (P) ; 22 km N Ifarantsa and 33 km N of highway 13, border of R.N. XI (Andohahela) [S 24.47, E 46.52], *Schatz & Nicoll 1264* (BR, K, MO, P). — No locality given : *Homolle 1733* (P).

9. **Danais rubra** Puff & Buchner, *sp. nov.* — Fig. 8, *A-C*.

P. humblotii *affinis sed foliis coriaceis nervulis reticulatis et seminibus majoribus differt.*

TYPE : *Gentry 11740*, Madagascar, road from Antsohihy to Bealanana, 21-23 km E of Antsahabe, 14.V.1974 (holo-, MO!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched glabrous stems, length of stems unknown. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, obovate to ovate, 40-115 × 20-55 mm, shortly acuminate at the apex, cuneate at the base, glabrous, reticulate venation pattern prominent above and below ; petioles 5-14 mm long, glabrous ; stipules triangular, ca. 1 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal (and usually also a few smaller axillary inflorescences immediately below), many-flowered and extensive, ± rounded, broader than high, the best developed to ca. 5 × 10 cm ; peduncles and pedicels glabrous, the former to ca. 50 mm long, the latter 1 mm or less long ; ultimate bracts ± linear, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes triangular, ca. 0.5-0.7 mm long, ± erect to spreading, margins with short hairs or glabrous. Corolla red ; tube 7.5-8.5 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.6-0.7 mm wide at the base, ca. 0.7-1.2 mm wide above in short-styled flowers, outside glabrous ; lobes oblong, 2-2.4 × 0.8-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens exserted for ca. 3-3.5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1.3-1.6 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers unknown). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 3-5 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, 1.7-2.5 mm in diam., with an irregularly lacerate, sometimes ± elongated circumferential wing.

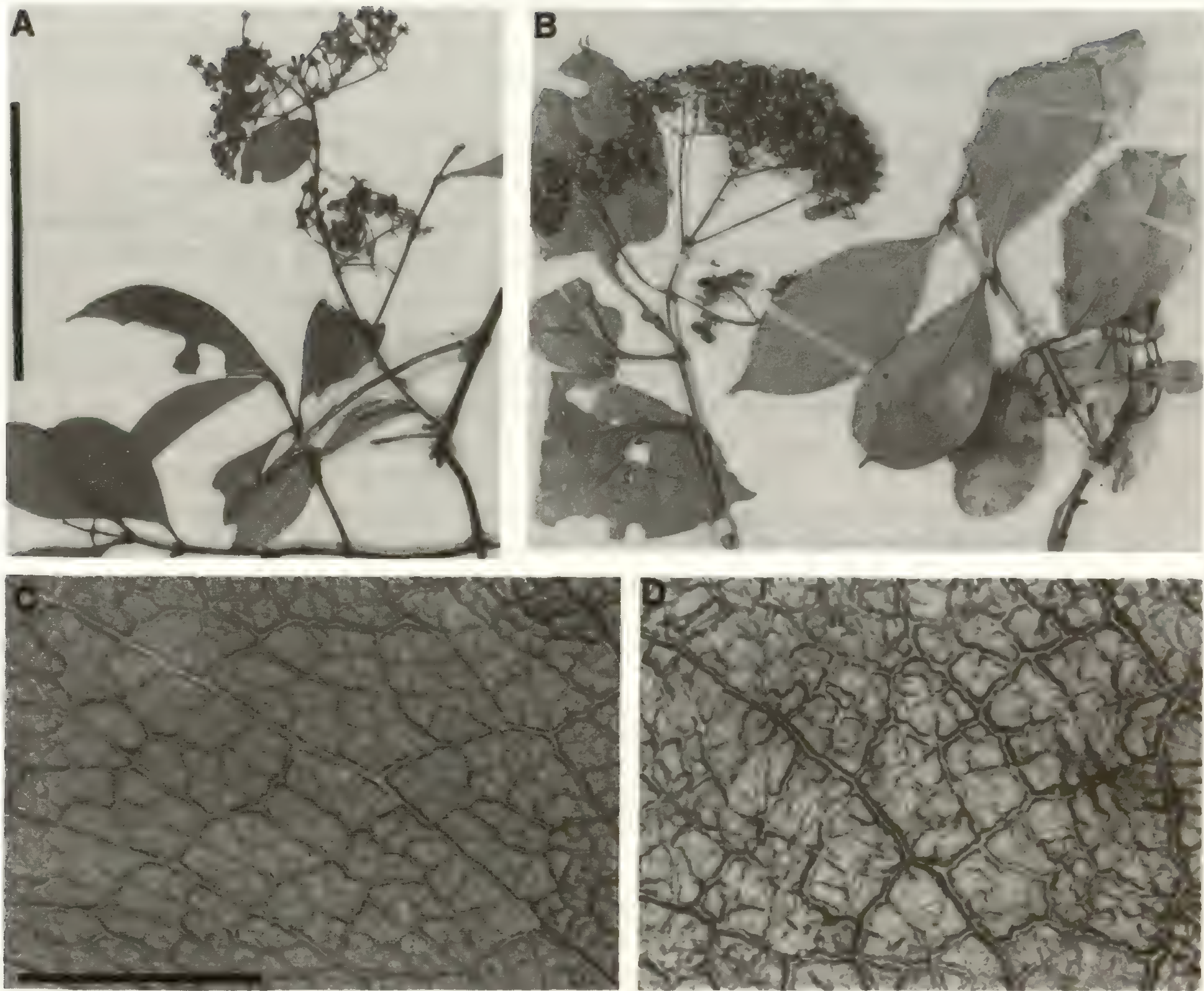


Fig. 8. — **A-C, Danais rubra ; A**, portion of holotype (*Gentry 11740*, MO) ; **B**, fruiting specimen and **C**, reticulate venation pattern of the lower leaf-blade surface (both *Herb. Jard. Bot. Tana 5429*, P). — **D, D. aurantiaca**, as C, but upper surface (*Gentry 11271*, MO). — Scale bars : 10 cm (A = B) ; 1 mm (C = D).

Ecology and phenology : In or at the edge of evergreen forest. — Alt. : 1200-2000 m. — Flowers April-May ; fruits October.

Distribution (Fig. 7, *B*) : Endemic to North Madagascar.

Critical remarks : The species is distinguished by the coriaceous leaves with their prominent reticulate venation pattern (Fig. 8, *C*) and the essentially terminal inflorescences. Its relationships are not entirely clear. Inflorescences, flowers and thin-walled fruits remind of *D. humblotii*, but the latter has thin leaves and the smaller seeds (cf. Fig. 4, *B*).

As documented in Fig. 8, *D, D. aurantiaca* shares with *D. rubra* a similarly prominent reticulate venation pattern but it is highly improbable that this is an expression of a closer relationship. *D. aurantiaca* is one of the relatively few *Danais* species with thick-walled, woody capsules which, in addition, the are partially fused basally ; it, moreover, has essentially axillary inflorescences.

The alliances of *D. rubra* are not fully understood. The species appears to exhibit characters which, on the one hand, are in agreement to those found in the *D. microcarpa* group (notably the small, thin-walled capsules) and, on the other hand, similar to those found in *D. tsaratananensis* and/or *D. dauphinensis* (distinctly coriaceous leaves, inflorescences, moderately long corolla tubes).

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Tsaratanana [S 14.00 c, E 49.00c], *Perrier de la Bâthie 16284* (P) ; from Antsohihy to Bealanana, 21-23 km E of Antsahabe [S 14.47, E 48.31], *Gentry 11740* (MO) ; Befandriana, Antsakoamahia [S 15.16, E 48.32], *Herb. Jard. Bot. Tana 5429* (P).

Species **10-12** (subsequently referred to as " *Danais pubescens* group ") form a group of obviously allied species characterized by rather thick-walled capsules and typically pubescent stems and leaves.

Species **13** may link up with this group.

10. **Danais pubescens** Baker. — Fig. 5, *D.*

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 164 (1883) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 11 (1941).
— *Danais pubescens* BAKER fa. *glabra* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 8 : 387 (1968). Type : *Hildebrandt 3809*, Madagascar, Imerina, Ifanangvávana hill (holo-, P! ; iso-, BM!, K!, W!, WU!).
— *Danais pubescens* BAKER fa. *brevipetiolata* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 8 : 387 (1968). Types : *Decary 6967*, Madagascar, S of Moramanga (syn-, K!, P!) ; *Cours 2010*, Analamihilana forest (syn-, P!) ; *Cours 2330*, Andringitra massif, Ambodipaiso forest near Antsoabe, around Manak West (syn-, P!) ; *Cours 2659*, between Ananohambo and Manak[ambahiny] Est (syn-, P!) ; *Cours 4449*, from Andapabe to Anosivola (syn-, P!) ; *Homolle 802*, without locality (syn., P!).
— *Danais nummularifolia* BAKER, J. Linn. Soc. (Bot.) 22 : 481 (1887) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 11 (1941). Types : *Baron 3657*, Madagascar, without locality (lecto-, P!, selected here) ; *Baron 3841* (syn-, P!).
— *Danais argentea* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 8 : 386 & *pl. 2, 1-4* (1968). Type : *Perrier de la Bâthie 18341*, Madagascar, Mandraka (holo-, P! ; iso-, P!).
— " *Danais paludosa* BAKER ", *nom. nud* [1].

TYPES : *Parker s.n.*, Madagascar, forest of Andrangaloaka (lecto-, K!, selected here) ; *Baron 1375*, [top of Ifody mountain] (syn-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 10 m long, mostly pubescent or puberulous at least when young. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, variable in size, shape and indumentum, mostly ovate, obovate or orbicular, 15-80 × 13-50 mm, rounded, with

1. In his key to *Danais*, CAVACO [Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, sér. 2, 37 : 719 (1966)] includes " *Danais paludosa* " without giving an authorship. Several sheets in herbarium P are revised by CAVACO as " *Danais paludosa* BAKER ", a name which however was never published by BAKER.

a blunt tip or indistinctly and very shortly acuminate at the apex, mostly rounded to ± cordate or sometimes ± cuneate at the base, pubescent above and below but not too uncommonly also glabrescent, occasionally a few hairs only on the veins or entirely glabrous; petioles 1.5-15 mm long, often pubescent; stipules triangular, ca. 1-3 mm long, often pubescent.

Inflorescences in the axils of foliage leaves, occasionally also terminal on short to ± elongated lateral branches, comprised of several- to many-flowered, mostly distinctly pedunculate thyrses, ultimate inflorescence elements congested, all parts often pubescent, less commonly glabrescent to glabrous; peduncles to ca. 20 mm long; pedicels often < 1 mm long; ultimate bracts ± linear, < 1 mm long, often hairy. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes narrowly lanceolate, to ca. 1 mm long, erect to ± spreading, mostly pubescent. Corolla tube brownish, greyish or purplish, lobes yellow, light orange, orange, salmon- or coral-red; tube 5-10 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.5-1 mm wide at the base, ca. 1-1.2 mm wide above in short-styled and ca. 1.2-2 mm in long-styled flowers, outside glabrous or, occasionally, a little hairy, densely pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits; lobes lanceolate, 3-5 × 1-1.5 mm, ± spreading, glabrous or a little hairy outside. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3-4 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1.5-2 mm long. Style plus stigmas 8-11 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, pubescent or glabrous.

Capsule very woody and thick-walled, subglobose, ca. 5-8 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, 1.6-2 mm long or in diam., with an irregularly lacerate, often ± elongated and asymmetrical circumferential wing.

Pollen : 3-colporate; average diam. : 12-18 μm.

Ecology and phenology : In or at the edge of forest remnants of forest patches in protected gullies (Central Plateau), sometimes in disturbed sites; occasionally also in eastern lowland rain forest (" forêt orientale "). — Alt. : 500-1600 m. — Flowers October-March, May-June; fruits from all year round except November and March.

Distribution (Fig. 7, *F*) : Endemic to Madagascar. Rather widely distributed and occurring from the Northeast to the extreme Southeast (Fort Dauphin Distr.).

Critical remarks : The species exhibits considerable variation in leaf size, shape and indumentum : " *D. nummularifolia* " refers to small-leaved forms (leaves not more than 15-20 × 13-15 mm, petioles only ca. 1.5 mm long), " forma *glabra* " to glabrescent and " forma *brevipetiolata* " to short-petioled forms. As all these forms are connected by intermediate collections, it seems hardly worthwhile to formally uphold *D. nummularifolia* and the " forms " of *D. pubescens*. Due to the wide range of variation and overlap in several character states it was, furthermore, found impossible to maintain *D. pubescens* and *D. argentea* as separate species.

D. pubescens is undoubtedly rather closely allied to *D. aurantiaca* (see there for further comments).

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : from Andapabe to Anosivola [S 14.13, E 49.43], *Cours 4449* (P) ; [E of] Lac Alaotra, between Menasaka and Ambodiriana, along Maningory R. [S 17.20, E 48.50], *Homolle s.n.* (P) ; Ambatondrazaka Distr., Imerimandroso Canton [S 17.26, E 48.35], *Réserves Naturelles Mad RN 10877* (P) ; Manaka[mbahiny] Est [S 17.46, E 48.40], *Réserves Naturelles Mad RN 6971, 10516, 11036* (all P) ; between Ananohambo and Manak[ambahiny] Est, *Cours 2659* (P) ; Ambatondrazaka [S 17.50, E 48.25], *Service Forestier Mad [Capuron] SF 1732* (P) ; Lac Alaotra [S 17.50 c, E 48.25 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 3867, 3872* (both P) ; 47 km N of Ankazobe [S 18.05 c, E 47.10 c], *Gentry 11430* (MO) ; Tampoketsa d'Ankazobe, 5-12 km E of highway 31 km N of Ankazobe [S 18.12, E 47.17], *Gentry 11842* (MO) ; Anjozorobe, Manganibe Canton [S 18.22, E 47.52], *Boiteau 287* (P) ; Manjuga Prov., ca. 3-5 km NW Ambohitsaratelo-Bebao (NW Tsiroanomandidy) [S 18.46, E 46.02], *Barnett et al. 365* [P (ex MO)] ; Antananarivo, ca. 5 km NW of Ambohitsaratelo-Bebao (NW Tsiroanomandidy) [S 18.46, E 46.02], *Dorr 3618* (K, MO) ; La Mandraka [S 18.55, E 47.46], *Barnett et al. 447* (MO, P), *Bosser 14249* (P), *Herb. Jard. Bot. Tana 2544, 3344, 3696, 4470* (all P), *Perrier de la Bâthie 18341* (P) ; ca. 22 km E of Manjakandriana, *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850824-1/8* (TAN, WU) ; PK 69, route Antananarivo-Toamasina [S 18.55, E 47.56], *Barnett & Dorr 203* (K, MO) ; Analamazaotra [S 18.56, E 48.25], *d'Alleizette 895 M* (P) ; S of Moramanga [S 18.57, E 48.13], *Decary 6967* (K, P) ; Andrangaloaka forest [S 19.02, E 47.55], *Parker s.n.* (K) ; Ambalavao Distr., Ambohimahamasina Canton, Ambohitrampanefy village [S 21.56, E 47.11], *Cours 5002* (P) ; Andringitra massif, Ambodipaiso forest nr. Antsoabe, around Manak West [S 22.12 c, E 46.52 c], *Cours 2330* (P) ; around Ranotsara, nr. Ihosy [S 22.47, E 46.38], *Bosser 18563* (P × 2) ; Pic St. Louis, around Fort Dauphin [S 25.02, E 46.58], *Humbert 5900 ter* (P). — No locality given (or only " Central Madagascar " or " Central Plateau ") : *Baron 2945, 3534* (both K, P), *3204* (BM, K, P), *3657, 3841* (both P) ; *Hodgkin & Stansfield 288* (K) ; *Homolle 2, 174, 802, 2659, CC, s.n.* (all P), *G3* (P ; mixed with *D. andribensis*). — Not traced : " top of Ifody mountain ", *Baron 1375* (P) ; Analamihilana forest, *Cours 2010* (P) ; Imerina : Ifanangvávana hill, *Hildebrandt 3809* (BM, K, P, W, WU).

11. **Danais aurantiaca** Homolle. — Fig. 8, *D.*

Not. Syst. (Paris) 5 : 280 (1936) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 11 (1941).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 6895*, Madagascar, Analamazaotra (holo-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 8 m long, mostly glabrous, occasionally pubescent or puberulous when young but soon glabrescent. Leaves decussate (very rarely some leaves in whorls of 3) ; leaf-blades coriaceous, (ob)ovate, elliptic to ± lanceolate, 30-110 × (10-)15-40(-55) mm, acute to shortly acuminate at the apex, cuneate at the base, glabrous on both surfaces or a little hairy below, the reticulate venation pattern usually conspicuous on the upper surface ; petioles 6-12(-20) mm long, glabrous to hairy ; stipules triangular, to ca. 2 mm long, mostly glabrous.

Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves, flowers several to many in rather congested to somewhat elongated clusters ; sometimes also a terminal inflorescence present ; peduncles and pedicels mostly glabrous, seldom pubescent, the former 7-22 mm long, the latter often very short (1 mm or less) ; ultimate bracts ± linear, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly triangular, mostly < 1 mm long, erect to ± spreading, mostly glabrous. Corolla tube greenish-white, lobes orange ; tube (4-)5-9 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.5 mm wide at the base, ca. 0.7 mm wide above in short-styled and ca. 1.2-1.4 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes linear-lanceolate, (1.5-)2-4 × 1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1.5 mm long. Style plus stigmas 8-9 mm long in long-styled flowers,

shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous or pubescent.

Capsule very woody, subglobose, ca. 4-8 mm in diam., glabrous ; the bases of adjacent fruits (plus the pedicels) typically fused. Seeds dark brown, 1.7-2 mm in diam., with an irregularly lacerate circumferential wing. — B & P - Fig. 10, *D*.

Pollen : 3(-4)-colporate ; average diam. : 10-14 μm.

Ecology and phenology : Mostly in eastern lowland rain forest (" forêt orientale ", occasionally also in forests of higher altitudes (Central Plateau) ; in primary forest but also in disturbed, secondary sites such as in clearings or in savoka vegetation. — Alt. : 0-1200 m. — Flowers September-October, January, June ; fruits September-November, January, April.

Distribution (Fig. 7, *D*) : Endemic to East Madagascar.

Critical remarks : *D. aurantiaca* has rather frequently been confused with *D. pubescens* with which it indeed shows agreement in certain characters (inflorescence position, corollas, thick-walled capsules, and fruits and seeds of often overlapping sizes). A good distinction character to *D. pubescens,* however, is the partial fusion of adjacent fruits (the pedicels, which may become quite woody and flattened, are normally included in this fusion ; cf. Buchner & Puff, 1993 : Fig. 10, *D*). Another characteristic feature of *D. aurantiaca* is the conspicuous reticulate venation pattern of the upper leaf blade surface (Fig. 8, *D*).

Material examined. — Madagascar : Between Mandritsara [S 15.50, E 48.49] and Andilamena [S 17.01, E 48.35], *Perrier de la Bâthie 15474* (P) ; Sainte-Marie [S 16.50, E 49.55], *Boivin s.n.* (P) ; Imerimandroso Canton [S 17.26, E 48.35], *Réserves Naturelles Mad RN 10891* (P) ; Fenerive Distr., Sahatavy [S 17.27, E 49.00], *Réserves Naturelles Mad RN 7825* (P) ; from Manakambahiny [Est] to Nonokambo [S 17.46, E 48.42 c], *Cours 2358* (P) ; from Fotsimavo to Betampona Nat. Res., ca. 50 km NW Tamatave [S 17.54, E 49.13], *Gentry 11310* (MO) ; 11 km E of Beforona [S 18.55 c, E 48.45 c], *Gentry 11271* (K, MO) ; around Andasibe (= Perinet) [S 18.56, E 48.25], *Barnett & Dorr 143, 147* (both MO) ; N of Tamatave rd., on trail to Analamazoatra, *Lowry & Schatz 4268* (K × 2, MO) ; 1 km W Perinet, Route Nationale 2, *Lorence 2021* (K,MO) ; Analamazaotra, *Perrier de la Bâthie 6895, 6935* (both P) ; Moramanga - Anosibe rd., km 29 [S 19.08 c, E 48.15 c], *Bosser 6728* (P) ; Anosibe, Moramanga Distr. [S 19.26, E 48.13], *Decary 18290* (P) ; Analatery - Ambositra [S 20.31, E 47.15], *Razafindrambao 174* (P ; mixed with *D. cernua*) ; between Mahanoro [S 19.54, E 48.48] and Mananjary [S 21.15, E 48.10], *Perrier de la Bâthie 14248* (P) ; Mananjary, *Perrier de la Bâthie 3934* (P). — No locality given : *Homolle 154, 1730, 1951, 2358* (all P).

12. **Danais magna** Puff & Buchner, *sp. nov.* — Fig. 9.

D. pubescens *affinis sed foliis majoribus, petiolis longioribus et floribus brevioribus differt.*

Type : *Schatz & Carlson 2914*, Madagascar, Nosy Mangabe, 2-19.I.1990 (holo-, MO! ; iso-, K!).

Woody lianas with branched stems to ca. 25 m long, younger parts finely pubescent or puberulous. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, (ob)ovate to ovate-lanceolate, 70-110 × (25-)35-60 mm, mostly with an indistinct, blunt tip at the apex, rounded to ± cuneate at the base, ± glabrous above and entire lower surface finely pubescent ; petioles (10-)15-30 mm long, finely pubescent ; stipules broadly triangular, to ca. 5 mm long, hairy.



Fig. 9. — Holotype of **Danais magna** (*Schatz & Carlson 2914*, MO). — Scale bar : 10 cm.

Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves, flowers ± many in rather congested, subsessile to shortly pedunculate clusters ca. 30 mm in diam. ; sometimes also a terminal inflorescence present ; peduncles and pedicels hairy, the former to 7 mm long, the latter ± 0-2 mm ; ultimate bracts ± linear-lanceolate, mostly < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly lanceolate, usually < 1 mm long, ± erect, hairy. Corolla tube greenish to whitish, lobes orange ; tube 4-6 mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.5-0.8 mm wide at the base, ca. 0.8 mm wide above in short-styled and ca. 1.2 mm in long-styled flowers, outside glabrous, ± densely pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes oblong, 2.5-3 × 0.8-1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 5-6 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1-1.5 mm long. Style plus stigmas 6-9 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, hairy.

Mature fruits and seeds unknown.

Ecology and phenology : In eastern lowland rain forest (" forêt orientale ") ; plants climbing 20 to 25 m into the canopy. — Alt. : 0-330 m. — Flowers January-March ; mature fruits unknown.

Distribution (Fig. 7, *E*) : Endemic to Northeast Madagascar.

Critical remarks : In spite of the absence of mature fruits and of seeds, there seems to be little doubt that *D. magna* is to be considered a member of the " *D. pubescens* group ". It appears to be closest to *D. pubescens*, from which it differs in its larger, rather long-petiolate leaves with a somewhat different kind of indumentum, in its often shorter corolla tubes and its mostly less distinctly pedunculate inflorescences.

Material examined. — Madagascar : Sambava [S 14.16, E 50.10], *Réserves Naturelles Mad RN 8823* (P) ; Marosaina, Antalaha [S 15.25, E 50.22], *Réserves Naturelles Mad RN 7094* (P) ; Nosy Mangabe [S 15.30, E 49.46], *Schatz et al. 1843* (K, MO), *Schatz & Carlson 2914* (K, MO). — No locality given : *Belanger 107* (P).

13. **Danais capituliformis** Homolle

Not. Syst. (Paris) 5 : 282 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 8 (1941).
— *Danais ambanjensis* Leroy, *nom. nud.* [on a note attached to the herbarium sheet *RN 7372* (P)].

Types : *Perrier de la Bâthie 15330*, Madagascar, Tsaratanana (lecto-, P!, selected here) ; *Perrier de la Bâthie 15133*, plateau de Mrangaka [Homolle misread the locality as " Miangaky "] (syn-, P!).

Woody lianas, lengths of the stems unknown ; at least the younger parts pubescent. Leaves decussate ; leaf-blades thinly coriaceous to ± membranous, elliptic to ovate, 30-100 × 10-60 mm, acute to indistinctly acuminate at the apex, cuneate to ± rounded at the base, rather densely pubescent below (especially on the veins), indumentum less dense and shorter above,

venation raised and prominent on the lower surface; petioles 3-17 mm long, pubescent; stipules triangular to ± deltoid below, apically with a median, often ± curved setose appendage, ca. 2-5 mm long, often pubescent.

Inflorescences long-stalked, solitary, several- to ± many-flowered head-like clusters in the axils of foliage leaves, or head-like flower clusters terminal on short, branched lateral shoots; peduncles ca. 5-45 mm long, hairy, pedicels ± 0. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes lanceolate to ± spathuliform, ca. 1.5-3.5 mm long, hairy. Corolla dark red; tube ca. 12 mm long, ± cylindrical, ca. 0.6-0.7 mm wide at the base, ca. 0.8-0.9 mm wide above in short-styled flowers, outside hairy; lobes lanceolate, 3.5-4 × 0.6-0.8 mm, ± spreading, a little hairy outside. Stamens exserted for ca. 2.5-3 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1.5 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers unknown). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, pubescent.

Capsule subglobose, ca. 4-4.7 mm in diam., hairy to glabrescent. Seeds [1] dark brown, ca. 0.9-1.2 mm long or in diam., with an irregularly lacerate, often ± elongated and asymmetrical circumferential wing.

Ecology and phenology: In scrub (no other data available). — Alt.: ?-1600-2000 m. — Flowers December-January; fruits ? October.

Distribution (Fig. 7, *C*): Endemic to Northern Madagascar.

Critical remarks: The type specimens are somewhat heterogeneous: *Perrier de la Bâthie 15133* not only has smaller leaves with shorter petioles but also more extensive, branched inflorescences and smaller and narrower calyx lobes than *Perrier de la Bâthie 15330*. The only other collection known, *RN 7372*, more closely resembles the latter.

The species somewhat approaches the genus *Payera* in having hairy corollas and head-like inflorescences (but a distinct involucre, as is characteristic for species of that genus, is absent; cf. Buchner & Puff, 1993). The lianescent habit and the axillary inflorescences of *D. capituliformis*, on the other hand, are characters which are never found in *Payera*. — *D. capituliformis* issuspected to be distantly related to *D. pubescens*, some forms of which also have hairy corollas.

Material examined. — Madagascar: Ambanja [S 13.41, E 48.27], *Réserves Naturelles Mad RN 7372* (P × 2); Mt. Tsaratanana [S 14.00 c, E 49.00 c], *Perrier de la Bâthie 15330* (P); Mrangaka plateau [Ankaizina, NE of Bealanana] [S 14.25 c, E 48.50 c], *Perrier de la Bâthie 15133* (P).

Species **14-15** appear to be allied. The species pair is characterized by stipules unusual in the genus (bi- or multifimbriate, respectively), typically hairy stems and leaves, relatively long corolla tubes (cf. Fig. 3) and long calyx lobes.

1. From not yet dehisced capsules that were forced open; the seeds are possibly still immature (seed wings not yet fully developed).

14. **Danais andribensis** Homolle. — Fig. 2, *C.*

Not. Syst. (Paris) 5 : 279 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 12 (1941).

Type : *Perrier de la Bâthie 3632*, Madagascar, mountain summit around Andriba (holo-, P!).

Small woody lianas with stems ca. 3 (-?) m long, finely pubescent or puberulous when young but soon glabrescent. Leaves decussate ; leaf-blades thinly coriaceous to ± membranous, ovate or ovate-elliptic, 35-70 × 20-40 mm, shortly acuminate at the apex, ± cordate to rounded at the base, scabrous above, finely pubescent below, the venation conspicuous especially on the lower surface ; petioles 2-7(-10) mm long, pubescent ; stipules bifid, with a basal triangular part (0.5-1.5 mm long) and two ± filiform, often curved appendages to ca. 2-3(-7) mm long, finely pubescent.

Inflorescences terminal and in the axils of foliage leaves, flowers several in rather congested clusters ; peduncles and pedicels pubescent, the former to 10 mm long, the latter usually shorter, often ca. 3-7 mm long ; ultimate bracts linear, to 2 mm long, pubescent. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes linear to ± filiform, (2-)3-8 mm long, erect at first, later spreading to reflexed, hairy. Corolla yellowish-brown to dark brown (lobes ?) ; tube 12-15(-18) mm long, narrowly funnel-shaped to ± cylindrical, ca. 0.5 mm wide at the base, ca. 1.5 mm wide above in long-styled flowers, glabrous outside, hairy in the throat ; lobes oblong, 4-5 × 1 mm, glabrous. Stamens included in long-styled flowers (short-styled flowers unknown). Style plus stigmas 15-20 mm long in long-styled flowers, presumably shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2 mm long. Ovary subglobose, ca. 1.5 mm long, pubescent.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 4-8 mm in diam., glabrescent to glabrous, the valves ± sulcate. Seeds dark brown, 1.5-2 mm in diam., with a broad irregularly lacerate circumferential wing.

Ecology and phenology : At the edge of forest (remnants). — Alt. : ?-600-? m. — Flowers April-May ; fruits June, August.

Distribution (Fig. 10, *A*) : Endemic to Madagascar. See also Critical remarks, below.

Critical remarks : The distribution of this species is conspicuously disjunct (cf. Fig. 10, *A*). Although “ northern ” and “ southern ” collections do differ in some features (notably in the calyx lobe size, shape and indumentum : longer, narrower and less hairy in the former than in the latter), the differences are believed to be too insignificant to warrant a taxonomic recognition as, for example, geographical subspecies. It is, in our opinion, not be discounted altogether that the disjunct distribution range reflects an unnatural situation and finds its explanation in the heavy destruction of the natural vegetation that has taken place on Madagascar’s Central Plateau in the past century.

D. andribensis is the only species in the genus which has stipules that apically bear two distinct and often relatively long appendages (Fig. 2, *C*). — As regards the occasional occurrence of indistinctly bifid stipules see also *D. cernua* (Critical remarks).



Fig. 10. — Distribution of **Danais** species. — **A, D. andribensis.** — **B, D. vestita.** — **C, D. tsaratananensis.** — **D, D. nigra** [* *D. perrieri*; see text]. — **E, D. dauphinensis.** — **F, D. terminalis.** — In A-E the dotted line marks the border between the East and West Malagasy Region, in F the western border of the Eastern Domain of the East Malagasy Region.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Sahamaloto, W of Lac Alaotra [S 17.25, E 48.19], *Bosser 8127* (P) ; mountain summit around Andriba [S 17.36, E 46.55], *Perrier de la Bâthie 3632* (P) ; Anketsihetsy, Begogo Canton, Poste Iakora [S 23.24, E 46.45], *Cours 5203* (P) ; around Ampandrandava (between Bekily and Tsivory) [S 24.05, E 45.42], *Seyrig 647* [? = *Herb. Jard. Bot. Tana 6279*] [1] (both P). — No locality given : *Homolle 2007* (P), *G3* (P ; mixed with *D. pubescens*).

15. **Danais vestita** Baker. — Fig. 2, *D* ; 5, *C*.

J. Linn. Soc. (Bot.) 21 : 408 (1885) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 10 (1941).
— *Rondeletia ferruginea* A. RICH., *nom. nud.* [e.g. Madagascar, E coast, *Chapelier s.n.* (P!) ; without locality, no collector, no date, *Herb. A. Richard* (P!)]

TYPE : *Baron 2329*, Madagascar, " Central Madagascar " (holo-, BM! ; iso-, K!, P!).

Climbing shrubs with branched stems to ca. 5 m long, most parts densely covered with typically rusty or golden brown long hairs, rarely ± glabrescent. Leaves decussate (very rarely some leaves in whorls of 3) ; leaf-blades thinly coriaceous to ± membranous, ovate or ovate-elliptic, 45-110 × 25-50(-55) mm, shortly to long acuminate at the apex, ± cordate to rounded at the base, densely hairy below, hairs fewer and shorter above, the venation conspicuous especially on the lower surface ; petioles 3-10 mm long, pubescent ; stipules pluri- to multifimbriate, the filiform appendages 4-10(-13) mm long, often ± curved, hairy.

Inflorescences in the axils of foliage leaves, not uncommonly also terminal and axillary, flowers several to many in pedunculate rather loose to ± congested clusters ; peduncles and pedicels pubescent, the former to 10 mm long ; pedicels short at first (± 0-3 mm long), often elongated and up to ca. 15 mm long in fruit ; ultimate bracts small to minute, densely hairy. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly linear-lanceolate to ± filiform, 3-6(-10) mm long (usually somewhat longer after anthesis than before), erect at first, later spreading and often variously curved, hairy. Corolla tube greenish(-pink), lobes pink to salmon red ; tube (10-)13-17(-22) mm long, narrowly funnel-shaped, ca. 0.5 mm wide at the base, ca. 1.2 mm wide above in short-styled and ca. 1.4 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes linear-lanceolate, 3.5-4 × 0.8 mm, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 4-5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1-1.5 mm long. Style plus stigmas 16-21 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 3.5-5 mm long. Ovary subglobose, ca. 1.5-2 mm long, usually densely pubescent.

Capsule rather thin-walled, subglobose but laterally indistinctly to distinctly compressed, 6-11 mm in diam., or sometimes somewhat wider than high, 6-11 × 6-9 mm, hairy to glabrescent, the valves sulcate. Seeds brown, 1.8-3 mm in diam., with a broad, irregular, somewhat eccentric circumferential wing, indistinctly bipartite at the base.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : At the edge of evergreen forest, in scrub. — Alt. : 100-1200-? m. — Flowers October, March, May ; fruits September-October.

1. The two sheets, bearing different labels (but giving the same collecting locality), seem to be identical. On each of the two sheets two different sets of collections of *D. andribensis* are mounted. It is highly unlikely that the two specimens on each sheet are from the same locality. It rather seems that one is a " southern " and the other a " northern " collection (cf. Critical remarks).

DISTRIBUTION (Fig. 10, *B*) : Endemic to East Madagascar.

CRITICAL REMARKS : The species is unique within the genus in having multifimbriate stipules (Fig. 2, *D*). The latter, in combination with the conspicuous indumentum (all parts typically densely covered with long, usually rusty-brown hairs), makes it easy to recognize the species even in vegetative state.

The northernmost collection of *D. vestita (Miller et al. 3326*) is rather atypical. While agreeing with typical material, inter alia, in having multifimbriate stipules, it differs in having shoots with some ternately arranged leaves, somewhat fewer-flowered inflorescences and a less dense, not rusty-brown but whitish indumentum. It exhibits some similarity to the presumably closely allied *D. andribensis*.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Antsiranana, N. of Mandena, between Mandena and Marojejy Res. [S 14.27, E 49.17], *Miller et al. 3326* (K, ex MO) ; Ambodimanga to Antanambao [S 17.30 c, E 48.50 c], *Cours 2785* (P) ; Tamatave Distr., Mangabe [S 17.44, E 49.13], *Decary 16834* (P) ; R.N. I [Ambodiriana] [S 17.56, E 49.17], *Réserves Naturelles Mad RN 3950* (P) ; Perinet (= Andasibe) [S 18.56, E 48.25], *Bosser 2201* (P), *d'Arcy 15299* (MO) ; Analamazaotra, *Herb. Jard. Bot. Tana s.n.* (P) ; Moramanga Distr., Anosibe [S 19.26, E 48.13], *Decary 18269* (P). — Without precise locality (" Madagascar ", " Central Madagascar ", "East Coast ") : *anon. coll. s.n. (herb. Maire, herb. Cosson)* (P) ; *Baron 2329* (BM, K, P), *4003* (K), *s.n.* (P × 2) ; *Bojer s.n.* (BM) ; *Chapelier s.n.* (P) ; *herb. Richard s.n.* (P).

Species **16-22** are likely to be a rather heterogeneous group, held together by usually long corolla tubes and often large fruits and seeds (cf. Fig. 3 and 4). Within this group, some obviously allied subgroups are recognizable (see the Critical remarks section of the respective species).

16. **Danais tsaratananensis** Homolle

Not. Syst. (Paris) 5 : 287 (1936) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 13 (1941).
— *Danais humbertii* CAVACO, Adansonia, sér. 2, 5 : 439 & *pl. 1,16-20* (1965). Type : *Humbert 23818*, Madagascar, Marojejy massif, W of upper Manantenina, tributary of Lokoho (holo-, P!).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 16189*, Madagascar, Mt. Tsaratanana (holo-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched glabrous stems ca. 2 (-?) m long. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, ovate-lanceolate to lanceolate, 40-75 × (10-)20-35 mm, long acuminate at the apex, ± cordate or rounded at the base, glabrous, the veins raised and prominent above and below ; petioles 8-15 mm long, glabrous ; stipules broad at the base, with a median tooth-like appendage, to ca. 1.8 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal and axillary, flowers several to many in rather loose, pedunculate clusters ; peduncles and pedicels glabrous, the former to 10 mm long, the latter ca. 2-3 mm ; ultimate bracts minute, < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly lanceolate, to 1 mm long, erect, glabrous. Corolla tube olive-yellow, lobes coral or wine red ; tube 8-10 mm long, ± cylindrical, ca. 0.8 mm wide at the base, ca. 1 mm wide above

in short-styled and ca. 1.3 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose inside; base of tube with splits; lobes lanceolate, 3-4 × 1 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted up to ca. 4 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1.5-2 mm long. Style plus stigmas 10-12 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

Capsule subglobose, rather thin-walled, 7-10 mm in diam., glabrous, sometimes indistinctly ribbed. Seeds dark brown, 1-2 mm in diam., with an irregularly lacerate circumferential wing.

Pollen : 3(-4)-colporate; average diam. : 14-20 μm.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In or at the edge of forest, including in high altitude forest rich in lichens (" sylve à Lichens ") over gneiss and quartzite (Marojejy summit); also in " bush " (scrub forest). — Alt. : 1000-2100 m. — Flowers March-April; fruits March-May.

DISTRIBUTION (Fig. 10, *C*) : Endemic to North Madagascar; confined to the Tsaratanana and Marojejy massif.

CRITICAL REMARKS : The types of *D. tsaratananensis* and *D. humbertii* differ in leaf shape (the latter has broader blades which are ± cordate at their base), but other collections are intermediate in this respect. As there are no significant disagreements in other character states, the two are best united.

As already noted under *D. humblotii*, there may be a distant relationship between that species and *D. tsaratananensis*.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Mt. Tsaratanana [S 14.00 c, E 49.00 c], *Perrier de la Bâthie 16189* (P); Bealanana Distr., Mangindrano Canton, R.N. IV [S 14.17, E 48.58], *Réserves Naturelles Mad RN 5217* (P); Marojejy massif [S 14.27 c, E 49.45], summit, *Cours 3509* (P); W of upper Manantenina, tributary of Lokoho, *Humbert 23818* (P); Lohoko valley, Mt. Beondroka, N of Maroambihy [S 14.30 c, E 49.52], *Humbert 23481* (P).

17. **Danais nigra** Homolle

Not. Syst. (Paris) 5 : 286 (1936); BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 7 (1941).

TYPES : *Perrier de la Bâthie 16277*, Madagascar, lower Sambirano [River] (lecto-, P!, selected here); *Perrier de la Bâthie 3830*, Analalava prov., around Loza [River] (syn-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched glabrous stems to ca. 8 m long. Leaves decussate; leaf-blades coriaceous, ovate to elliptic, 50-120 × (15-)20-55 mm, acute to shortly acuminate at the apex, cuneate to ± rounded at the base, glabrous; petioles (5-)8-15(-20) mm long, glabrous; stipules triangular, to ca. 1 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal, rather lax, ± rounded, to ca. 10 cm in diam., ± many-flowered, glabrous; peduncles 10-50 mm long; pedicels (5-)7-12 mm long; ultimate bracts ± filiform, to 2 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes narrowly triangular to ± filiform, (0.5-)1-2 mm long, spreading to ± recurved, glabrous. Corolla black, blackish-brown,

(but 2-3 mm on material det by them

lavender, light purple or golden olive (inner surface of lobes also yellow-orange) ; tube (11-) 13-20 mm long, ± cylindrical, < 1mm wide at the base, ca. 1 mm wide above in short-styled and to ca. 1.8 mm in long-styled flowers ; lobes linear-lanceolate, (4-)6-9 × 0.7-0.9 mm, spreading to ± recurved, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for 4-8 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1.5-2 mm long. Style plus stigmas 17-25 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca. 1-1.5 mm long, glabrous.

Mature fruits and seeds unknown. — B & P - Fig. 3, *H*.

Pollen : 4(-5)-colporate ; average diam. : 22-26 μm.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In eastern lowland rain forest (" forêt orientale ") ; in forest over sandstone (Sambirano), in dry bush ; gneiss hills (Loza R.). — Alt. : 200-550 m. — Flowers October-November, March-April, June ; mature fruits unknown.

DISTRIBUTION (Fig. 10, *D*) : Endemic to North Madagascar.

CRITICAL REMARKS : The species apparently occurs in rather diverse environments, ranging from wet forest habitats to dry bush, e.g. *Decary 2136* ; the latter collection looks rather depauperate, having rather small, elliptic to lanceolate leaves hardly more than 60 mm long and 20 mm wide.

The relationships of *D. nigra* remain somewhat obscure because mature fruits are unknown. It is perhaps allied to other *Danais* taxa with long corolla tubes and coriaceous leaves, e.g. the species pair *D. volubilis-D. coronata* which, however, differs in having essentially axillary inflorescences. *D. terminalis* has basically similar (although fewer-flowered, more reduced) terminal inflorescences, but open flowers of that species are unknown.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Lower Sambriano [S 13.50 c, H 48.30 c], *Perrier de la Bâthie 16277* (P) ; Maromandia [S 14.10, E 48.06], *Decary 2136* (P) ; Analalava prov., around Loza [River] [S 14.35 c, E 47.45 c], *Perrier de la Bâthie, 3830* (P) ; Masoala peninsula, NW coast, ESE of Maroantsetra, H and S of Hiaraka village [S 15.30 c, E. 49.54 c], *Lowry et al. 4061, 4100* (both K, MO) ; ca. 3 km NE of Antalavia, along Antalavia R. [S 15.47, E 50.02], *Schatz et al. 2823* (K, MO).

Tentatively included in *D. nigra* is the following species :

Danais perrieri Homolle

Not. Syst. (Paris) 5 : 286 (1936) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 9 (1941). Type : *Perrier de la Bâthie 14752*, Madagascar, Mt. Andriantantely [S 18.42, E 48.48], N of Anivorano (holo-, P!).

The species, only known from the type, exhibits some morphological differences to *D. nigra*. Its leaves not only have shorter petioles (ca. 5 mm) but are also less distinctly coriaceous than in *D. nigra* ; the calyx lobes are also shorter, not more than 0.5 mm long. In other character states, notably the conspicuous lax inflorescences and the long-tubed flowers with their long corolla lobes, there is agreement to *D. nigra*. Although the type specimen was

collected in an area that is clearly outside the distribution range of *D. nigra* (i.e, from much further South ; cf. Fig. 10, *D*) the differences do not seem to be substantial enough to uphold *D. perrieri* as a separate species.

18. **Danais dauphinensis** Cavaco

Adansonia, sér. 2, 5 : 439 & *pl. 1 (11-15)* (1965).

TYPE : *Humbert 20350,* Madagascar, Manantantely forest, nr. Fort Dauphin (holo-, P!).

Climbing shrub, stems ca. 1 (-?) m long, glabrous. Leaves decussate ; leaf-blades coriaceous, elliptic-lanceolate, 45-95 × 10-35 mm, acute at the apex, cuneate at the base, glabrous ; petioles 4-15 mm long, glabrous ; stipules triangular to ± deltoid, to ca. 1-1.5 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal and also axillary, rather lax, ± rounded, to ca. 5 cm in diam., several-flowered, glabrous ; peduncles 7-15 mm long ; pedicels (2-)4-7 mm long ; ultimate bracts ± filiform, < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes ± filiform, < 1 mm long, erect to ± spreading, glabrous. Corolla whitish to olive green ; tube (8-)9-17 mm long, ± cylindrical, ca. 0.5 mm wide at the base, ca. 1.3 mm wide above in short-styled flowers ; lobes linear-lanceolate, 4-6 × 1 mm, spreading, glabrous. Stamens exserted for ca. 4 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 2 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers unknown). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 4.5-7 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown to blackish, ca. 2 mm in diam., with an irregularly lacerate circumferential wing.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In forest over lateritic clay and granite, also in the transition zone between xerophilous bush and sclerophyllous forest of the Western slopes [forêt basse sclérophylle "]. — Alt. : (?50-)300-900 m. — Flowers and fruits January-March.

DISTRIBUTION (Fig. 10, *E*) : Endemic to Southeast Madagascar.

CRITICAL REMARKS : Some of the species' character states remind of the North Madagascan *D. nigra* : leaf texture, leaf-blade shapes and sizes and also the corollas are similar. There are, however, differences in the inflorescences (terminal *and* axillary, not as extensive as in *D. nigra*). It remains to be seen whether there are also similarities in the fruits (at present, the fruits of *D. nigra* are unknown).

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Mts. between Andohahela and Elakelaka, Mt. Apiky below Mahamavo [S 24.45, E 46.43], *Humbert 13814* (P) ; Manantantely forest nr. Ft. Dauphin [S 25.02, E 47.00], *Humbert 20350* (P).

19. **Danais terminalis** Boivin ex Drake

Bull. Soc. Bot. France 45 : 350 (1898, publ. 1899) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 11 (1941).
Type : *Boivin 1773*, Madagascar, Sainte-Marie (holo-, P! ; iso-, W!).

Climbing shrub, length of stems unknown, glabrous. Leaves decussate ; leaf-blades (thinly) coriaceous, 40-60 × 25-30 mm, shortly acuminate at the apex, cuneate at the base, glabrous ; petioles 4-7 mm long, glabrous ; stipules triangular to ± deltoid, to ca. 1 mm long, glabrous.

Inflorescences 7- to 1-flowered, terminal on long shoots and sometimes also on short lateral branches, occasionally also axillary, elongated (to 10 cm long) and very lax, glabrous ; inflorescence main axis with 3-1 pairs of pedicellate flowers, or only with a solitary terminal flower ; pedicels 5-25(-30) mm long, often with two minute bracts (0.5 mm long) around the middle. Open flowers unknown ; calyx lobes of young buds narrowly triangular, ca. 0.5 mm long.

Capsule rather thick-walled, subglobose, ca. 8-12 mm in diam., glabrous, the valves indistinctly sulcate. Seeds dark brown, ca. 2.5-4 mm in diam., with a broad irregularly lacerate, sometimes ± elongated circumferential wing. — B & P - Fig. 3, *I*.

Ecology and phenology : In eastern lowland rain forest (“ forêt orientale ”). — Alt. : 0-100 m. — Fruits September (open flowers unknown).

Distribution (Fig. 10, *F*) : Endemic to East Madagascar (eastern Domain).

Critical remarks : The species, although incompletely known (open flowers are lacking), is well and easily distinguished by its characteristic inflorescence (cf. Buchner & Puff, 1993 : Fig. 3, *I*).

On account of its relatively large fruits and seeds, a loose alliance to the species pair *D. coronata-D. volubilis* may be presumed. The latter, however, has essentially axillary inflorescences and large, conspicuous calyx lobes and, moreover, is characterized by having tough, thickly coriaceous leaves.

Material examined. — Madagascar : Sainte-Marie [S 16.50, E 49.55], *Boivin 1773* (P, W) ; Vatomandry [S 19.20, E 48.59], *Perrier de la Bâthie 14145* (P). — No locality given, *Lastelle s.n.* (P).

20. **Danais coronata** (Pers.) Steud.

Nom. ed. 1 : 263 (1821).
— *Danais fragrans* (Lam.) Pers. var. *coronata* Pers., Syn. Ench. 1 : 198 (1805) ; Poir., Encycl. Méth., Suppl. 2 : 450 (1812).
— *Danais littoralis* Homolle, Not. Syst. (Paris) 5 : 285 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 6 (1941). Types : *Decary 10850*, Madagascar, around Fort Dauphin, Vinanibé (lecto-, P!, selected here ; isolecto-, BR!) ; *Humblot 76*, without locality (syn-, K!, P!) ; *Perrier de la Bâthie 6943*, lower Matitana[na R.] (syn-, P!) ; *Decary 10767*, Soanierana (syn-, P!).



Fig. 11. — Distribution of **Danais** species. — **A, D. coronata**. — **B, D. volubilis**. — **C, D. pauciflora**. — **D, D. fragrans** in Madagascar. — **E, D. cernua**. — **F, D. distinctinervia** (*) and **D. hispida**. — In B-F the dotted line marks the border between the East and West Malagasy Region, in A the western border of the Eastern Domain of the East Malagasy Region.

— *Danais purpurea* HOMOLLE, Not. Syst. (Paris) 5 : 287 (1936) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 6 (1941). Types : *Perrier de la Bâthie 3973*, Madagascar, lower Matitana[na R.] (lecto-, P!, selected here) ; *Humbert 5828*, around Fort Dauphin, Manantantely forest (syn-, P × 2!).

TYPE : *Commerson s.n.*, Madagascar, without locality (holo-, P! ; iso-, BM!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 3(-?) m long, glabrous, seldom puberulous on youngest parts. Leaves in whorls of 3 (occasionally also decussate on some shoots) ; leaf-blades thick and coriaceous, obovate, ovate, elliptic to ± lanceolate, (30-)50-100(-150) × (10-)20-50(-80) mm, mucronate, rounded or ± emarginate at the apex, gradually narrowed to the base, glabrous, shiny above, dull below ; petioles 4-13(-20) mm long, glabrous ; stipules broadly triangular, < 1 mm long, glabrous.

Inflorescences typically in the axils of foliage leaves (rather uncommonly also a terminal inflorescence present), flowers ± few to several in stalked, rather loose clusters ; peduncles and pedicels mostly glabrous, seldom puberulous, the former to ca. 15 mm long, the latter often ca. 1-5 mm long ; ultimate bracts linear, < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes triangular, ca. 0.5-1.2(-1.5) mm long, erect to ± spreading, mostly glabrous. Corolla blackish, purplish-black, dark greenish-purplish or (?) deep scarlet ; tube 12-20 mm long, ± cylindrical, ca. 0.5-0.9 mm wide at the base, ca. 1-1.5 mm wide above in short-styled and ca. 1.6-2 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes oblong, 3-5 × 1.4-1.8 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 2.5-3 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1.5-2 mm long. Style plus stigmas 16-20 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous or, seldom, puberulous.

Capsule rather thick-walled, subglobose, ca. 8-15 mm in diam., glabrous, the valves sulcate. Seeds (grey-) brown, 4-6 mm in diam., with a broad, circular wing with ± irregular margins. — B & P - Fig. 3, D_1-D_3 ; 11, *E-G*.

Pollen : 4(-5)-colporate ; average diam. : 20-22 μm.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : In coastal forest over sand, coastal dune forest or scrub in coastal dunes ; in taller forest immediately inland of dune forest ; also in eastern lowland rain forest (" forêt orientale "). — Alt. : 0-60(-300?) m. — Flowers June-September ; fruits August, October, December-January.

DISTRIBUTION (Fig. 11, *A*) : Endemic to East Madagascar.

CRITICAL REMARKS : *D. coronata* is undoubtedly very close the following species, *D. volubilis* (see there for further comments).

As indicated by its original description as a variety of *D. fragrans, D. coronata* shows some superficial resemblance to the former, notably in the thick, coriaceous leaves and the axillary inflorescences. Its long corolla tubes and large fruits and seeds (cf. Fig. 3 and 4), however, seem to exclude a closer relationship to *D. fragrans*.

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : Ambil-Lemaitso, 10 km E Brickaville [S 18.51, E 49.08], *Schatz & d'Arcy 1475* (MO) ; Beforona [S 18.58, E 48.35], *Decary 18689* (P) ; lower Matitana[na R.] [S

22.26, E 47.55], *Perrier de la Bâthie 3973, 6943* (both P) ; Vangaindrano [S 23.21, E 47.36], *Decary 3879* (P), *Geay 6769* (P), *Lantz s.n.* (P) ; Eroaroa [Erara], border of R.N. XI [S 24.47, E 46.53], *Service Forestier Mad SF 26059* (P) ; Fort Dauphin pref., Lakandava [S 24.58, E 46.58], *Dumetz 1243* (MO) ; Soanierana [S 25.00, E 46.53], *Decary 10767* (P) ; Vinanibé, *Decary 10850* (BR, P) ; Manantantely forest, W of Fort Dauphin, *Boiteau 3071 B* (P), *Humbert 5828* (P × 2). — No locality given : *Commerson s.n.* (BM, P) ; *Humblot 76* (K, P).

21. **Danais volubilis** Baker. — Fig. 12, *E*.

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 161 (1883) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 5 (1941).
— *Danais clematidea* Drake, Bull. Soc. Bot. France 45 : 347 (1898, publ. 1899) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 5 (1941). Type : *Lastelle s.n.*, Madagascar, without locality (holo-, P!).
— *Alleizettea bracteata* Dubard & Dop, J. Bot. (Morot), sér. 2, 3 : 6 & *fig. III* (1925). Type : *d'Alleizette 1*, Madagascar, North Imerina, Betsitra par Anjozorobé (holo-, P!).
— *Danais latisepala* Homolle, Not. Syst. (Paris) 5 : 284 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 8 (1941). Type : *Perrier de la Bâthie 14076*, Madagascar, nr. Brickaville (holo-, P! ; iso-, P!).
— *Danais longiflora* Homolle, Not. Syst. (Paris) 5 : 284 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 12 (1941). Type : *Perrier de la Bâthie 3727*, Madagascar, Analamahitso, upper Bemarivo basin (holo-, P! ; iso-, P!).

Type : *Baron 1372*, Madagascar, [top of Ifody mountain] (holo-, BM! ; iso-, K!, P!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to ca. 5 m long, glabrous. Leaves in whorls of 3 or 4 (occasionally also decussate on some shoots) ; leaf-blades thick and coriaceous, obovate, ovate, elliptic to ± lanceolate, 40-85 × 20-50 mm, shortly acuminate, acute or mucronate at the apex, (gradually) narrowed to the base, glabrous, shiny above, dull below ; petioles 5-15 mm long, glabrous, seldom puberulous ; stipules broadly triangular to ± deltoid, 0.5-2 mm long, glabrous.

Inflorescences typically in the axils of foliage leaves (occasionally also terminal on short lateral branches), flowers several to ± many in subsessile or shortly stalked, rather loose to ± dense clusters ; peduncles and pedicels mostly glabrous, seldom puberulous, the former to ca. 10 mm long (usually less), the latter often ca. 1-4 mm long ; ultimate bracts linear to lanceolate, to 5(-7) mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly lanceolate to linear-lanceolate, ca. (2.5-)3-9 × 0.6-2 mm, erect to ± spreading, glabrous or with short hairs on both sides or on the margins. Corolla blackish, (dark) brown, dark violet or dark reddish-purplish ; tube 14-22 mm long, ± cylindrical, ca. 0.5-0.8 mm wide at the base, ca. 1-1.2 mm wide above in short-styled and ca. 1.3-1.9 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes oblong, 3-7.5 × 1-1.5 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 2-3 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1.5 mm long. Style plus stigmas 18-20 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2 mm long. Ovary subglobose, ca. 1-1.5 mm long, glabrous or puberulous.

Capsule rather thick-walled, subglobose, ca. 9-15 mm in diam., glabrous, the valves ± sulcate. Seeds light brown, 3-6 mm in diam., with a broad, ± regular circular wing. — B & P - Fig. 4, *B-C* ; 10, *A-B*.

Pollen : 4(-5)-colporate ; average diam. : 22-26 μm (B & P - Fig. 15, *G-I*).

Ecology and phenology : In forest over gneiss ; at the edge of forest (remnants) or in scrub ; in " dry forest of the western slopes [of the Central Plateau] " ; in savoka vegetation. — Alt. : 0-1600 m. — Flowers August-October, April, June ; fruits August-October, April.

Distribution (Fig. 11, *B*) : Endemic to Madagascar.

Critical remarks : The long, dark-coloured corolla tubes, the large fruits and seeds (cf. Fig. 3 and 4), the essentially axillary inflorescences, and the thick and tough leaves mostly in whorls of 3(4) are characters which provide solid evidence for the close alliance between *D. volubilis* and *D. coronata*. The two species, nevertheless, are easily kept apart by their calyx lobes (long in the former, small and inconspicuous in the latter). Moreover, there is a clear difference in their ecology and, to some extent, also in their distribution ranges (compare Fig. 11, *A* and *B*).

D. longiflora and *D. latisepala*, both only known from the type collections, are included. The former is considered an oddity (inflorescences both terminal and axillary rather than almost invariably axillary as in " typical " *D. volubilis*) which does not deserve taxonomic recognition, particularly since it agrees in all other character states. *D. latisepala* has somewhat wider calyx lobes than " typical " *D. volubilis*, but other features which were originally thought to be differential characters (calyx lobe length, indumentum) have since also been found in *D. volubilis*.

D. sulcata, a species endemic to Mauritius, appears to be a close ally of the species pair *D. coronata-D. volubilis*. It agrees in having axillary inflorescences, much elongated calyx lobes as in *D. volubilis* and rather large fruits.

Material examined. — Madagascar : Analamahitso, upper Bemarivo basin [S 16.30 c, E 48.15 c], *Perrier de la Bâthie 3727* (P × 2) [type of *D. longiflora*] ; Lac Alaotra [S 17.50 c, E 48.25 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 3861* (P) ; Majunga rd., PK 130, along Manankazo R. [S 18.09, E 47.12], *Bosser 7922* (P) ; Tampoketsa d'Ankazobe, Ambohitantely (Forest Reserve), W of PK 125, Tananarive - Majunga rd. [S 18.12, E 47.17], *Cremers 1618* (BR), *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850808-1/1* (TAN, WU) ; *Decary 14944* (P) ; " route d'Anjozorobé ", *Herb. Jard. Bot. Tana 3468* (P) ; North Imerina, Betsitra par Anjozorobé [S 18.22, E 48.00 c], *d'Alleizette 1* (P) ; Betsitra, *d'Alleizette 1209 M* (P) ; Ankazondandy [S 18.42, E 47.47], *Boiteau 78 B* (P) ; North Imerina, hills N of Ambohimanga, tow. Analahi [S 18.44, E 47. 34], *d'Alleizette s.n.* (P) ; nr. Brickaville [S 18.49, E 49.04], *Perrier de la Bâthie 14076* (P × 2) [type of *D. latisepala*] ; Mandraka [S 18.55, E 47.46], *d'Alleizette s.n.* (P) ; Analamazaotra [S 18.56, E 48.25], *Herb. Jard. Bot. Tana 3771* (P) ; route Moramanga-Anosibe, km 15 [S 19.03 c, E 48.15 c], *Bosser 6616, 6619* (both P) ; Horombe plateau, western slopes, tow. Ranohira [S 22.30 c, E 45.30 c], *Humbert 11204* (P) ; Fort Dauphin Distr., Enaniliha Canton [S 24.40, E 46.52], *Réserves Naturelles Mad RN 8390* (P) ; upper Mananara basin, between Imonty and Mahamavo, Tsilotsilo hill [S 24.49, E 46.42], *Leandri & Saboureau 4301* (P). — Not traced : " top of Ifody mountain (E of Imerina) ", *Baron 1372* (BM, K, P). — No locality given : *anon. coll. s.n.* (P) ; *Baron 2532* (K × 2, P-fragm.), *5091* (K) ; *Homolle 38, 604* (both P) ; *Lastelle s.n.* (P).

22. **Danais pauciflora** Baker. — Fig. 12, *C-D*.

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 162 (1883) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 5 (1941).

Type : *Baron 1298*, Madagascar, [forests of the province of Imerina] (holo-, BM! ; iso-, K × 2!, P!).

Presumably climbing shrubs with much-branched glabrous stems to ca. 3 m long. Leaves decussate (very seldom some leaves also in whorls of 3) ; leaf-blades thinly coriaceous, elliptic

to ± obovate, 25-50 × 12-21 mm, acute at the apex, (gradually) narrowed to the base, glabrous; petioles 3-7 mm long, glabrous; stipules triangular, ca. 0.8-1.5 mm long, glabrous.

Inflorescences terminal on short lateral branches and occasionally also axillary, flowers ± few to several in subsessile clusters; pedicels ca. 0.8-4 mm long, glabrous; ultimate bracts linear, < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous; calyx lobes triangular, ca. 0.3-0.5 mm, ± erect to spreading, mostly glabrous. Corolla brown; tube 17-19 mm long, ± cylindrical, ca. 0.4 mm wide at the base, ca. 0.8-1 mm wide above in short-styled flowers, glabrous outside; lobes oblong, ca. 3 × 0.8 mm, ± spreading, glabrous. Stamens exserted for ca. 3-3.5 mm in short-styled flowers; anthers ca. 1.5 mm long. Style plus stigmas shorter than the corolla tube in short-styled flowers (long-styled flowers not seen). Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

Capsule subglobose, ca. 6-13 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, 2.5-4 mm in diam., with a broad, ± circular wing with rather irregular margins.

Ecology and phenology : " premontane rain forest "; no further data available. — Alt. : ?-900-? m. — Flowers December; no data for fruits.

Distribution (Fig. 11, *C*) : Endemic to Central Madagascar.

Critical remarks : The species, described as a " shrub ", is probably more correctly a **climbing** shrub (see also comments under *D. breviflora* !). It is only known from the type and a recollection (the first flowering specimen) from 1989.

The long, dark-coloured corolla tubes (probably phalenophilous flowers !), the seed structure (Fig. 12, *C-D*) and the large fruits are good indications that the species is likely to be an ally of the pair *D. coronata-D. volubilis*, although it differs in having essentially terminal inflorescences.

Material examined. — Madagascar : Andasibe [S 18.56, E 48.25], *Miller & Randrianasolo 4705* (K, ex MO). — Imprecise locality : Imerina Prov., *Baron 1298* (BM, K, P).

Species **23-26** (" *Danais fragrans* group ") form a presumably natural group characterized by essentially axillary inflorescences, short to moderately long, funnel-shaped corollas (cf. Fig. 3) and rather thin-walled capsules.

23. **Danais fragrans** (Lam.) Pers.

Syn. Pl. 1 : 198 (1805); Gaertn. f., Suppl. Carp. [Fruct. 3] : 83 & *tab. 195* (1806); Poir., Encycl. Méth., Suppl. 2 : 450 (1812) [Lam., Ill. [Hist. Nat.] p. 257 : *pl. 166, 2 a-m*]; DC., Prodr. 4 : 361 (1830); Bojer, Hort. Maurit. : 164 (1837); Baker, Fl. Mauritius and Seychelles 1 : 137 (1877); Cordemoy, Fl. Réunion : 501 (1895); Drake *in* Grandidier, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 451* (1898), *tab. 451A,2* (1900); Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 4 (1941); Verdcourt, Fl. Mascareignes, Rubiacées : 41 & *pl. 10* (1989).

— *Paederia fragrans* Commers. ex Lam., Encycl. Méth. 2 : 260 (1786) [this volume also issued as : Dictionnaire [Encycl. Méth.] 2 : 260 (1790)].

— *Danais rotundifolia* Poir., Encycl. Méth., Suppl. 2 : 450 (1812) ; DC., Prodr. 4 : 361 (1830) ; Bojer, Hort. Maurit. : 164 (1837). Type : *Bory*, " l'Ile-de-Bourbon " [Réunion] (holo-, P!).
— *Danais laxiflora* DC., Prodr. 4 : 361 (1830) ; Bojer, Hort. Maurit. : 164 (1837). Type : " in ins. Mauritii aut Borboniae [Réunion] ... v. s. comm. à Mus. reg. Par. " (holo-, G).
— *Danais lyallii* Baker, J. Linn. Soc. (Bot.) 22 : 481 (1887). Types : *Baron 3895*, Madagascar, without precise locality (lecto-, K!, selected here) ; *Baron 1479* (syn-, n.v.), *3894* (syn-, P!) ; *Lyall 122* (syn-, n.v.) ; *Hildebrandt 3004*, Nosy-bé (syn-, BM!, P!, W!).
— *Danais obovata* Drake, Bull. Soc. Bot. France 45 : 348 (1898, publ. 1899), *in* Grandidier, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 453* (1898). Types : *Boivin s.n.*, Madagascar, without locality (lecto-, P!, selected here) ; *Humblot 36* (syn-, P!, W!) ; *Humblot 397* (syn-, P!, W!).
— *Danais nodulosa* Drake, Bull. Soc. Bot. France 45 : 350 (1898, publ. 1899) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 13 (1941). Type : *du Petit-Thouars s.n.*, Mauritius (n.v.).

Type : *Commerson s.n.*, Mauritius [" Ile de France "] [holo-, P-LA ; iso-, P, BM!, B-*Willdenow 5104* (2 sheets)!, WU-photos!].

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to 12 m long, glabrous or sometimes with short hairs when young, occasionally lenticellate ; stems and leaves sometimes foetid when crushed. Leaves decussate ; leaf-blades typically thick, coriaceous, sometimes thinly coriaceous (to ± membranous), obovate, broadly oblanceolate, ovate to almost orbicular, (oblong-)elliptic or ± lanceolate, (40-)50-120 × (20-)25-80 mm, shortly acuminate or acute at the apex, (gradually) narrowed to the base or sometimes base ± rounded ; typically glabrous above and below, occasionally with short hairs on midrib below ; petioles 5-15 mm long, glabrous or occasionally with short hairs ; stipules triangular to deltoid, ca. 1-3(-4) mm long, glabrous or, uncommonly, with short hairs on the margins.

Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves, flowers several to ± many in subsessile and rather congested clusters or in somewhat elongated inflorescences (to ca. 7 cm in fruit) ; occasionally also a terminal inflorescence present ; peduncles and pedicels glabrous or occasionally with short hairs, the former to ca. 20 mm long (longer in fruit than in flower), the latter often only 0.5-2 mm long (sometimes 3 mm or more in fruit) ; the ultimate bracts ± linear, usually < 1 mm long. Flowers fragrant, 5-merous, heterodistylous ; calyx with a short basal tubular portion (often ca. 0.5 mm high), lobes triangular or tooth-like, mostly ca. 0.1-0.5 mm long, glabrous or occasionally with very short hairs on the margins. Corolla tube creamy-white, whitish or yellowish-green, lobes yellow, orange-yellow, reddish-yellow, orange or red ; tube 2-4.5 mm long, funnel-shaped, ca. 0.5-1.1 mm wide at the base, ca. 1.3-1.7 mm wide above in short-styled and to ca. 2.2 mm in long-styled flowers, glabrous outside, often very densely pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes oblong, 1.5-2.7(-3) × 0.6-1.2 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3-5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1-1.2 mm long. Style plus stigmas 7-11 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 1-2(-2.5) mm long. Ovary subglobose, ca. 0.6-0.8 mm long, glabrous or sometimes with short hairs.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 4-6.5(-7.5) mm in diam., glabrous or glabrescent, the valves ± sulcate. Seeds yellowish to dark brown, 1.5-3(-3.5) mm in diam., with a broad irregularly lacerate circumferential wing. — B & P - Fig. 4, *A* ; 7, *E* ; 12, *A-C*.

Pollen : 3(-4)-colporate ; average diam. : 11-18 μm. (B & P - Fig. 15, *A-F*).

Ecology and phenology : In eastern coastal and lowland rain forest (" forêt orientale "), in forests in the transition zone high plateau - Eastern Domain, in or at the edge of forest remnants of the Central Plateau, in high altitude forest ; also associated with dry forest, including forests of the western slopes of the Central Plateau (dry rocky slopes) ; occasionally in secondary savoka vegetation. — Alt. : 0-1700(-1850) m. — Flowers July, September-May ; fruits from all year round except January.

Distribution (Fig. 11, *D*) : Widely distributed in Madagascar, also on Mauritius and Réunion.

Critical remarks : *D. fragrans* is the most widely distributed Malagasy species of *Danais*, occurring in a wide range of rather diverse (although basically forest) habitats. It is also one of the most variable species in the genus : the variation primarily concerns leaf shapes, sizes and texture, inflorescences (congested to somewhat elongated), and seed and also fruit size. Typically, however, the species has thick, coriaceous leaves. Another good characteristic is the calyx of *D. fragrans* : it has a short, yet distinct basal tubular part which bears usually short to very short, often tooth-like lobes.

Malagasy *D. fragrans* does differ from Mascarene material in some character states. Notably, the corollas and fruits of collections from Mauritius and Réunion show some disagreement (the corollas tend to have longer tubes than in Malagasy collections, the fruits are often smaller). In general, however, the collections are not so different as the measurements given by Verdcourt (1989) suggest. A taxonomic recognition of two geographic entities (e.g. a Malagasy and a Mascarene subspecies) would be a matter of personal taste ; in our opinion, there is not sufficient justification for it.

D. fragrans is undoubtedly rather closely allied to *D. cernua* ; see there for further comments.

Material examined. — Madagascar : Antsiranana Prov., Montagne d'Ambre (Ambohitra Nat. Park) [S 12.31, E 49.10], *Phillipson 1967* (MO, P) ; Nosy-bé [S 13.20, E 48.15], *Boivin 2067* (P), *Hildebrandt 3004* (BM, M, P, W), *3346* (BM, K, M, P, W), *Pervillé* (" voyage *Boivin* ") *s.n.* (P), *Réserves Naturelles Mad RN 2727* (P) ; Ampasindava peninsula, mt. massif SW of Ambaliha [S 13.40, E 48.00], *Jacquemin 542* (P) ; 7-10 km E Antsahabe [S 13.40 c, E 48.38], *Gentry 11550A* (MO) ; Ambilobe Distr., Mahavavy valley, N of Inanambato, Marivorahona [S 13.42, E 49.06], *Humbert 25594* (P) ; Sambirano, Manongarivo massif [S 14.00 c, E 48.25 c], *Perrier de la Bâthie 3826* (P) ; Ambanja Distr., Marovato Canton, R.N. IV [S 14.00 c, E 48.50 c], *Réserves Naturelles Mad RN 4168, 4382* (both P) ; Beraty, around Maromandia [S 14.01, E 48.15], *Decary 1600, 1608* (both P) ; N of Maromandia [S 14.10, E 48.06], *Decary 14855* (P) ; Maromandia Distr., Bejofo [S 14.14, E 48.20], *Decary 2205* (P) ; Andapa [S 14.39, E 49.39], *Réserves Naturelles Mad RN 7985* (P × 2) ; from Antsohihy to Bealanana, 17-19 km E of Antsahabe [S 14.46, E 48.32], *Gentry 11751* (MO) ; Marosaina, Antalaha [S 15.25, E 50.22], *Réserves Naturelles Mad RN 7093* (P) ; Masoala Peninsula, ca. 6 km NNE of Ambanizana [S 15.34, E 50.00], *Schatz & Modeste 2891* (K, MO), *2896* (K) ; Masoala peninsula, Antalavia [S 15.46, E 50.01], *Nicoll et al. 558* (K, MO, P) ; Mandritsara [S 15.50, E 48.49], *Herb. Jard. Bot. Tana 45* (P) ; upper Bemarivo basin, Amberimay [S 16.30 c, E 48.15 c], *Perrier de la Bâthie 3615* (P) ; Analamahitso forest, *Perrier de la Bâthie 3620* (P) ; Sainte-Marie [S 16.50, E 49.55], *Bernier 143* (P), *Boivin 1772* (P), *Boivin s.n.* (BM, P × 2), *Jacquemin 383* (P) ; camp 20 km W of Andilamena [S 17.00 c, E 48.28 c], *Cours 1658* (P) ; 4 km N of Mahambo, between Fenerive and Foulpointe [S 17.28, E 49.27], *Gentry 11351* (MO) ; Foulpointe [S 17.41, E 49.31], *Decary 16960* (P) ; Zahamena, R.N. III [S 17.40 c, E 48.45 c], *Decary 16512* (P) ; Mangabe, Tamatave Distr. [S 17.44, E 49.13], *Decary 16878* (P) ; Ambatondrazaka Distr., Manaka[mbahiny] Canton [S 17.46 c, E 48.40 c], *Réserves Naturelles Mad RN 1949, 10469, 11314* (all P) ; Maheriara [S 17.50, E 48.25], *Service Forestier*

Mad SF 10544 (P) ; Lac Alaotra [S 17.50 c, E 48.25 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 3837, 3840, 3854, 3858, 3868, 3874* (all P) ; P.K. 181, Tampoketsa [d'Ankazobe] [S 17.53 c, E 47.03 c], *Jacquemin 1240, 1241, 1242, 1244, 1245* (all P) ; Ambatohanaranana, nr. Antsevabe [S 17.58, E 48.32], *Cours 4106* (P) ; Rombevava massif, [NE of] Bemainty [S 17.58, E 48.45 c], *Cours 4156* (P) ; Manerinerina, Tampoketsa between Ikopa and Betsiboka [S 18.01, E 47.09], *Perrier de la Bâthie 16854* (P) ; Manankazo, NE of Ankazobe [S 18.09, E 47.12], *Perrier de la Bâthie 3862, 3884* (both P) ; Ambohitantely, NE of Ankazobe [S 18.12, E 47.17], *Perrier de la Bâthie 3575* (P) ; Tampoketsa d'Ankazobe [S 18.20 c, E 47.15 c], *Decary 14374* (P) ; 7 km E Anjozorobe [S 18.22, E 48.00], *Lowry & Randrianasolo 4422* (MO, P), *Schatz et al. 1389* (BR, MO, P, S) ; Analabe, N of Antanarivo [S 18.32, E 47.52], *Bosser 5098* (P) ; Ankazondandy [S 18.42, E 47.47], *Boiteau 79* (P) ; Anivorano [S 18.44, E 48.58], *Herb. Jard. Bot. Tana 6225* (P) ; route Tananarive-Moramanga, PK 96 [S 18.53 c, E 48.07 c], *Bosser 13062* (P) ; [La] Mandraka, PK 69, route Antananarivo-Toamasina [S 18.55, E 47.56], *Barnett & Dorr 204* (BR, MO), *Benoist 1620, s.n.* (both P), *Herb. Jard. Bot. Tana 3678, 3695* (both P), *Keraudren 1134* (P) ; 27 km E of Beforona, 47 km W of main N-S road jct. [S 18.55 c, E 48.50 c], *Gentry 11272* (K, MO) ; Analamazaotra forest [S 18.56, E 48.25], *Boiteau 125 D, 510* (both P), *Herb. Jard. Bot. Tana 2150, 3726* (both P) ; Perinet [S 18.56, E 48.25], *Benoist 1217* (P) ; Befoza nr. Perinet, *Service Forestier Mad SF 2614* (P) ; Masse nr. Perinet, *Service Forestier Mad SF 2618* (P) ; Sakamaloto [S 18.56, E 48.25], *Service Forestier Mad SF 3287* (P) ; Toamasina Prov., ca. 12 km from Andasibe (Perinet), private forest (Graphite Mine property) [S 18.53, E 48.27], *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850823-1/5* (TAN, WU) ; NE of Graphite Mine, *Phillipson 2137* (MO) ; around Moramanga [S 18.57, E 48.13], *Decary 17907* (P) ; Lakato, *Decary 18267* (P) ; S of Moramanga, *Decary 6916* (BR, P), *Decary 6940* (W) ; Beforona [S 18.58, E 48.35], *Decary 18009* (P) ; Antanamalaza [S 18.59, E 47.41], *Herb. Jard. Bot. Tana 3527* (P) ; around Antanarivo, PK 22 on rd. to the South [S 19.04 c, E 47.33 c], *Bosser 9682* (P) ; Anosibe-Moramanga rd. [S 19.15 c, E 48.15 c], *Bosser 17849* (P) ; around Tsinjoarivo [S 19.37, E 47.40], *Humbert 11189* (P) ; Amboangy-Imady [S 20.30, E 47.20], *Razafindrambao 263* (P) ; around Ambositra, Mt. Vatomany [S 20.31, E 47.15], *Humbert & Swingle 4755* (P) ; Sakaleona valley [S 20.35 c, E 48.25 c], *Decary 14174* (P) ; Tanala [S 20.43, E 47.26], *Deans Cowan s.n.* (BM) ; Mananjary [S 21.13, E 48.20], *Geay 7233* (P) ; Ranomafana, between Fianarantsoa and Ifanadiana [S 21.15, E 47.28], *Bosser 345, Phillipson 2177* (K, MO) ; Mt. Vatovavy, Mananjary [S 21.24, E 47.56], *Decary 13729* (P) ; Fianarantsoa Prov., Ampantsakambe PK 474, N7, Ambalavao-Ihosy [S 21.50, E 46.50], *Mabberley 1017* (K) ; around Ambohimahamasina, Inaninoma (?spelling) mt. [S 21.56, E 47.11], *Herb. Jard. Bot. Tana 4709* (P) ; Ambalavao Distr., Sendrisoa Canton [S 22.00, E 46.57], *Réserves Naturelles Mad RN 8505* (P) ; Manakara Canton, Maro[h]ala, Belambo forest [S 22.07, E 47.56], *Service Forestier Mad SF 16243* (P) ; Farafangana Prov., Befotaka [S 23.49, E 46.59], *Decary 4745* (P) ; Ivakoany massif [S 23.50, E 46.25], *Humbert 7028, 12152* (both P) ; Esetra forest [S 24.28, E 47.12], *Jacquemin 1282* (P) ; Fort Dauphin Distr., Enaniliha Canton [S 24.40, E 46.52], *Réserves Naturelles Mad RN 8375* (P) ; Ibakika [S 24.43, E 47.09], *Decary 11058* (P) ; 22 km N Ifarantsa and ca. 30 km N of RN 13, border of R.N. XI (Andohahela) [S 24.47, E 46.52], *Lowry et al. 4456* (K, MO) ; Ifarantsa Canton, R.N. XI [S 24.56, E 46.52], *Réserves Naturelles Mad RN 5153* (P) ; Antorendrika R., towards Bela Venara, ca. 22 km NE Fort Dauphin [S 24.52, E 47.07], *Rabevohitra 1771* (K, MO) ; Fort Dauphin [S 25.02, E 47.00], *Cloisel 77* (BM), *238* (BM, P) ; Manantantely forest, *Humbert 20363, 20383* (both P). — Imprecise localities : Itinéraire de Didy [S 18.07, E 48.32] à Brickaville [S 18.49, E 49.04], *Cours 4780* (P) ; between Tamatave and Antananarivo, *Meller s.n.* (K, P). — Not traced : An°miadilobe-Ambalavao, *Réserves Naturelles Mad RN 9187* (P) ; Imerina-Nord, Andrainarivo forest, *Campenon 7887* (P) ; forest N of Nickelville (?), along Ankotirano R., *Cours 2087* (P) ; Mataniro to Marosika, *Deans Cowan s.n.* (BM). — No locality given (or only " Central Madagascar " or " chiefly from North-West Madagascar ") : *Baron 1343* (K, P), *2425, 3895, 5290, s.n.* (all K), *3894* (P) ; *Boivin s.n.* (P) ; *Boivin s.n.* (?*1201*) (W) ; *Chapelier s.n.* (P) ; *Decary 17001* (P) ; *Homolle 48, 59, 181 bis, 189, 194, 1787, 1819, 2087, V5* (all P) ; *Humblot 36, 397* (both P, W) ; *Pervillé 237* (P) ; *Thompson 135* (BR).

24. **Danais cernua** Baker

J. Bot. (London) 20 : 137 (1882) ; DRAKE *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Madagascar 36 [Hist. Nat. Pl. 6] : *tab. 452* (1898) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 7 (1941).
— *Danais gerrardi* BAKER, J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 160 (1883). Types : *Gerrard 162,* Madagascar, without locality (lecto-, K!, selected here) ; *Baron 1464,* [nr. A(na)lamazaotra forest] (syn-, P!) ; *Baron 1536,* [between Tankay and the east coast] (syn-, K!).
— *Danais ternata* BAKER, J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 162 (1883). Type : *Gerrard 12,* Madagascar, without locality (holo-, K!).
— *Danais cernua* BAKER var. *ternata* (BAKER) BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 7 (1941) [not validly published ; no reference to basionym].

TYPES : Madagascar, chiefly in Betsileo-Land [" forests of the Tanala country "], *Baron 189* [holo-, K (as "189 ex parte ")! ; iso-, P-fragm.!] ; without locality, *Gerrard 88* (para-, K!).

Woody lianas or climbing shrubs with branched stems to 3(-?) m long, glabrous or sometimes puberulous when young, occasionally lenticellate ; stems and leaves sometimes foetid when crushed. Leaves decussate or sometimes also in whorls of 3 ; leaf-blades membranous to very thinly coriaceous, ovate, obovate, oblanceolate or elliptic, (25-)35-70(-90) × 15-35(-40) mm, acute to (shortly) acuminate at the apex, (gradually) narrowed to the base, mostly glabrous above and below, sometimes midrid below with short hairs, seldom entire lower surface a little hairy ; petioles 4-10 mm long, glabrous or sometimes with short hairs ; stipules triangular to deltoid, ca. 1-2.5(-3) mm long, occasionally with 2 very indistinct teeth at the apex.

Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves, flowers several to ± many in often subsessile, rather congested clusters (sometimes more elongated in fruit) ; occasionnally also a terminal inflorescence present ; peduncles and pedicels mostly glabrous, the former to ca. 10 mm long (longer in fruit than in flower), the latter often only 1-2.5 mm long (sometimes to 4 mm in fruit) ; the ultimate bracts linear-lanceolate, to ca. 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes narrowly lanceolate to triangular, often ca. 1-3 mm long, occasionally < 1 mm long, erect to ± spreading, glabrous or, more uncommonly, with very short hairs on the margins. Corolla tube greenish-white or yellowish (? also mauve), lobes yellow, orange-yellow, orange or red-orange ; tube (4-)5-9 mm long, (narrowly) funnel-shaped, ca. 0.4-0.6 mm wide at the base, ca. 1-1.7 mm wide above in short-styled and to ca. 2 mm in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes oblong, 2-3.3 × 0.8-1.5 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3-4.5 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1-1.5 mm long. Style plus stigmas 8-13 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 1.5-2.5 mm long. Ovary subglobose, ca. 0.7-0.9 mm long, glabrous or occasionally puberulous.

Capsule rather thin-walled, subglobose, ca. 4-8(-9) mm in diam., or sometimes somewhat wider than high (then often laterally indistinctly compressed), glabrous, the valves occasionally ± sulcate. Seeds brown, 1.7-2.5(-3) mm in diam., with a broad irregularly lacerate circumferential wing. — **B & P** - Fig. 3, *C*.

Pollen : 3(-4)-colporate ; average diam. : 10-16 μm.

Ecology and phenology : In eastern lowland rain forest (" forêt orientale "), in forests of the Central Plateau, in sclerophyllous forest of the western slopes (over gneiss), in mossy high altitude forest (" forêt à mousses ") ; occasionally in rocky sites (rocky slopes, deep rocky gorges with forest remnants), at the edge of swampy areas (E coast), and also in disturbed or secondary vegetation such as savoka. — Alt. : 0-1500(-1800) m. — Flowers from all year round except July ; fruits August-September, December-April, June.

Distribution (Fig. 11, *E*) : Endemic to Madagascar. Widely distributed and occurring from the North(east) to the extreme Southeast (Fort Dauphin distr.).

Critical remarks : Like the preceding species (*D. fragrans*), *D. cernua* is another common and widely distributed Malagasy species of *Danais*. It is fairly variable in vegetative characters (leaf sizes and shapes ; leaf arrangement) and, to some extent, also in fruit size. Apart from calyx shape and size, floral features are relatively stable.

D. cernua and *D. fragrans* have frequently been misidentified. The former is, however, normally easily distinguished by its thinnish, never thickly coriaceous leaves and also by its larger flowers (longer corolla tubes). Calyx sizes of the two species overlap, but *D. cernua* typically has longer lobes and the calyx lacks a basal tubular part.

It has been noted that in some collections of *D. cernua* the stipules are sometimes shortly bifid at the apex. Such specimens should not to be confused with *D. andribensis ;* in the latter the two apical appendages of the distinctly bifid stipules are much longer. Because of major disagreements in various other character states (calyx, corolla tube lengths, leaves, etc.), a close relationship between the two species is rather unlikely.

Material examined. — Madagascar : Doany Distr., Ambatonaondy [S 14.22, E 49.31], *Réserves Naturelles Mad RN 9095* (P) ; Ambohitralanana Canton, R.N. II [S 15.14, E 50.27], *Réserves Naturelles Mad RN 3386, 4950, 5712, 10753* (all P) ; Analamahitso, upper Bemarivo basin [S 16.30 c, E 48.15 c], *Perrier de la Bâthie 3728* (P) ; around Fenerive [S 17.22, E 49.25], *Perrier de la Bâthie 3898* (P) ; Sahamaloto, W of Lac Alaotra [S 17.25, E 48.19], *Bosser 8123* (P) ; ca. 5 km S of Foulpointe, R.N. V [S 17.41, E 49.31], *Barnett & Dorr 250* (MO) ; Menaloha [S 17.42, E 48.29], *Cours 2687* (P) ; Ambatondrazaka Distr., Manaka[mbahiny] Est Canton [S 17.46, E 48.40], *Réserves Naturelles Mad RN 11032* (P) ; Lac Alaotra [S 17.50 c, E 48.25 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 3857* (P) ; PK 45, route no. 5, between Tamatave and Fenerive [S 17.45 c, E 49.27 c], *Croat 32486* (MO) ; Tamatave Distr., Anjiro [S 17.49, E 49.06], *Réserves Naturelles Mad RN 7711* (P) ; Ambodiriana, right bank of river [S 17.56, E 49.17], *Cours 1949* (P) ; NW of Ankazobe, Ikopa valley [S 18.10 c, E 46.58 c], *Decary 7579* (BR, K, P) ; Anivorano [S 18.44, E 48.58], *Herb. Jard. Bot. Tana 6226* (P) ; Anivorano, mt. SE of Lohariandava [S 18.48, E 48.41], *Viguier & Humbert 658* (P × 2) ; Menalamba [nr.] Perinet [S 18.53, E 48.23], *Service Forestier Mad SF 3311* (P) ; Mt. Angavokely [S 18.55, E 47.42], *Humbert 20861* (P) ; nr. A[na]lamazaotra forest [S 18.56, E 48.25], *Baron 1464* (P) ; Beforona [S 18.58, E 48.35], *Decary s.n.* (P) ; Hiaranandriana, nr. Behenjy [S 19.12, E 47.29], *Herb. Jard. Bot. Tana 4180* (P × 2) ; NW Behenjy, Antananarivo-Antsirabe rd., *Dorr et al. 4566* (MO, P) ; rocher d'Iaranandriana, PK 38, route Antsirabe-Behenjy, *Dorr et al. 2894* (K, MO, P) ; ca. 8-12 km W of Ambohimiadana, on road to Andramasina [S 19.15, E 47.43], *Puff, Igersheim & Rajemisoa 850825-1/4* (TAN, WU) ; around Vatomandry [S 19.20, E 48.59], *Bernard s.n.* (P) ; Vatomandry-Andévorante rd., *Guillot 54* (P) ; Ankaratra [S 19.22, E 47.18], *Scott Elliot 1987* (K) ; Mania basin [S 19.45 c, E 45.50 c], *Perrier de la Bâthie 12557* (P) ; Mt. Vontovorani [Vontovorona] nr. Antsirabe [S 19.54, E 47.13], *Perrier de la Bâthie 3510* (P) ; Ibity [S 20.08 c, E 47.01 c], *Herb. Jard. Bot. Tana 5132* (P) ; 39 km N Ambositra, route no. 7 [S 20.15 c, E 47.20 c], *Croat 29469* (MO) ; Analatery-Ambositra [S 20.31, E 47.15], *Razafindrambao 174* (P ; mixed with *D. aurantiaca*) ; Ambositra [S 20.31, E 47.17], *Decary 15108 bis, 15109* (both P) ; S of Ambositra, *Scott Elliot 2011* (BM, K) ; Imerina-Imady ; route

Ambositra-Ambohimanga [S 20.32, E 47.20], *Peltier & Peltier 1235* (P) ; Sakaleona valley [S 20.35 c, E 48.25 c], *Decary 14244* (P) ; Tanala [S 20.43, E 47.26], *Baron 189* (K, P) ; Ambohimahasoa Distr., Ambalamanakana [S 20.44, E 47.55], *Schlieben 8207* (BM, K) ; Maroamalona, 15 km from Ambohimahasoa [S 21.05, E 47.10], *Razafindrambao 692* (P) ; Valozoro, *Decary 17430*, 17477 (both P) ; Angavoha, W of Tsitondroina massif [S 21.52, E 47.10], *Herb. Jard. Bot. Tana 4833* (P) ; Ambalavao Distr., Mahazony Canton [S 21.59, E 47.02], *Réserves Naturelles Mad RN 8504, 9187* (both P) ; Farafananga Distr., Ivongo Canton [S 22.30, E 47.02], *Réserves Naturelles Mad RN 8521* (P) ; Ambatomboay [S 22.15, E 47.01], *Réserves Naturelles Mad RN 9267* (P) ; Ambondrombe Mt. [S 23.22, E 46.20], *Herb. Jard. Bot. Tana 4568* (P) ; Andohahela massif, below Pisopiso (Beaka) [S 24.4?, E 46.4?], *Humbert 13675* (P) ; mts. betw. Andohahela and Elakelaka, Vatazo (S of Imonty), *Humbert 14081* (P) ; Fort Dauphin Distr., Enaniliha Canton [S 24.40, E 46.52], *Réserves Naturelles Mad RN 8360* (P) ; Fort Dauphin [S 25.02, E 47.00], *Decary 9771, 9838* (both P), *Scott Elliot 2452* (BM, K), *2667* (K ; as *anon. coll. 2667* in P but undoubtedly a duplicate collection), *2730* (P) ; Manantantely forest, *Boiteau 3072* (P) ; Pic St. Louis, *Decary 9962* (P). — Imprecise localities : between Tamatave and Tananarive, *Guillardet 117* (P) ; between Andilamena [S 17.01, E 48.35] and Mandritsara [S 15.50, E 48.49], *Perrier de la Bâthie 15059* (P). — Not traced : Prov. Betani-mena, *Bojer s.n.* (M ; W, mixed with *D. microcarpa*) ; Mataniro to Marosika, *Deans Cowan s.n.* (BM × 2) ; Imaitso forest, *Razafindrambao 770, 799* (both P). — No locality given (or only " Central Madagascar ") : *Baron 1536, 2454, s.n.* (all K), *4259, 5954* (both K, P) ; *herb. Blackburn s.n.* (K) ; *Bojer s.n.* (P) ; *Chapelier s.n.* (P × 5) ; *Cours 1831 (P) ; Decary 14356, 17308, 17520* (all P) ; *Gerrard 12, 88, 162* (all K) ; *Goudot s.n.* (P) ; *Herb. Jard. Bot. Tana 3440* (P) ; *Homolle 60, 96, 492, 1949* (all P) ; *Humblot 660* (K, P, W) ; *le Myre de Vilers s.n.* (P) ; *Thomson s.n.* (BM × 2) ; *Vaillant 85* (P) ; *anon. coll. 28* (P).

25. **Danais distinctinervia** Homolle. — Fig. 12, *A-B*.

Not. Syst. (Paris) 5 : 283 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 9 (1941).

Type : *Perrier de la Bâthie 3537*, Madagascar, Est du Mont Bezofo, vers Vohémar (holo-, P!).

Woody lianas or climbing shrubs, lengths of the stems unknown ; young parts glabrous or occasionally puberulous, lenticellate. Leaves decussate ; leaf-blades membranous to very thinly coriaceous, elliptic-lanceolate, (55-)85-120 × (20-)30-55 mm, acute at the apex, gradually narrowed to the base, glabrous above and below or midrib below a little hairy ; petioles (7-)10-20 mm long, glabrous ; stipules triangular, to ca. 2 mm long.

Inflorescences predominantly in the axils of foliage leaves, flowers ± many in rather congested clusters ca. 30 mm in diam. ; sometimes also a terminal inflorescence present ; peduncles and pedicels puberulous to glabrous, the former to ca. 10 mm long, the latter often only 1.5-2 mm long ; the ultimate bracts linear-lanceolate, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx lobes triangular, ca. 0.3-0.5 mm long, erect to ± spreading, glabrous. Corolla tube whitish, lobes orange or red-orange ; tube 5-8.5 mm long, narrowly funnel-shaped, ca. 0.4-0.6 mm wide at the base, ca. 1-1.2 mm wide above in short- and in long-styled flowers, glabrous outside, pilose in the throat, particularly in long-styled flowers ; base of tube with splits ; lobes oblong, 2-3 × 0.5-0.9 mm, ± spreading, glabrous. Stamens included in long-styled flowers but exserted for ca. 3 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1 mm long. Style plus stigmas 10-12 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-2.5 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous.

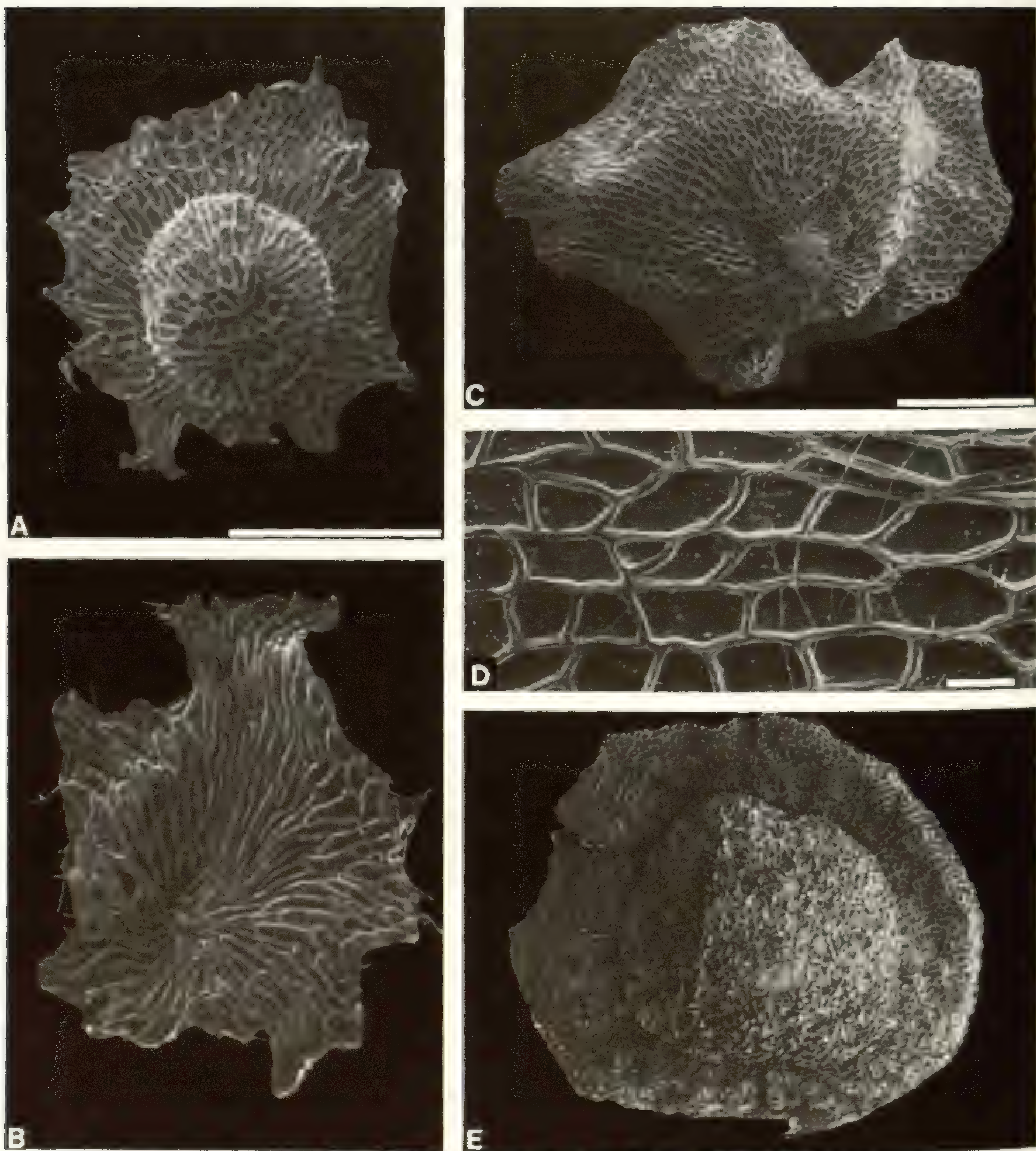


Fig. 12. — Seeds of **Danais** species. — **A-B**, **D. distinctinervia** (*Perrier de la Bâthie 3537*, P) ; **A**, from above ; **B**, from below. — **C-D**, **D. pauciflora** (*Baron 1298*, P) ; **C**, from below ; **D**, detail of seed wing. — **E**, **D. volubilis** (*Humblot 11204*, P), from above. — Scale bars : 1 mm (C = E) ; 0.5 mm (A = B) ; 100 μm (D).

Capsule thin-walled, subglobose, ca. 4-7 mm in diam., glabrous, the valves ± sulcate. Seeds brown, 1-1.4 mm in diam., with an irregularly lacerate, sometimes ± elongated circumferential wing.

ECOLOGY AND PHENOLOGY : No information on habitats available. — Alt. : ?-300-? m. — Flowers July ; fruits July.

DISTRIBUTION (Fig. 11, *F*) : Endemic to Northeast Madagascar.

CRITICAL REMARKS : *D. distinctinervia* is likely to be a close ally of *D. cernua*. Both species are characterized by having thinnish leaves (the leaf-blades of *D. distinctinervia*, however, are larger than those of *D. cernua*), and corolla tube and fruit sizes overlap. Seed size provides a good distinction character (considerably smaller in *D. distinctinervia* than in *D. cernua* ; cf. Fig. 4, *B*).

MATERIAL EXAMINED. — MADAGASCAR : E of Mt. Bezofo, towards Vohémar [S 13.20 c, E 50.00 c], *Perrier de la Bâthie 3537* (P). — Imprecise locality : between Vohémar and Ambilobe, *Decary 14641, 14647, 14751* (all P).

26. **Danais hispida** Baker

J. Linn. Soc. (Bot.) 20 : 161 (1883) ; BOITEAU, Bull. Acad. Malg. 24 : 8 (1941).

TYPE : *Baron 1304*, Madagascar, without locality (holo-, K!; iso-, K!).

Presumably woody lianas or climbing shrubs [no data available] ; stems dark brown, mostly with light grey-brown lenticels, densely to very sparsely covered with greyish to brownish long multicellular hairs, sometimes ± glabrous. Leaves decussate ; leaf-blades ± membranous, ovate, obovate or broadly elliptic, 45-125 × 25-70 mm, acute to (shortly) acuminate at the apex, cuneate to ± rounded at the base, hairy above and below or upper surface glabrous and a few hairs on the veins below ; petioles 5-10(-12) mm long, hairy to ± glabrous ; stipules rounded to ± deltoid, 3-8 × 4-6 mm, margins with long greyish-white multicellular hairs.

Inflorescences in the axils of foliage leaves, flowers several to ± many in somewhat congested clusters ; peduncles and pedicels glabrous or a little hairy, the former to ca. 5 mm long, the latter 1 mm or less long ; ultimate bracts linear-lanceolate, often < 1 mm long. Flowers 5-merous, heterodistylous ; calyx with a very indistinct basal tubular part, lobes narrowly triangular, ca. 0.5-0.6 mm long, erect to ± spreading, margins ciliate to subglabrous. Corolla colour unknown ; tube 3.5-6 mm long, narrowly funnel-shaped, ca. 0.6 mm wide at the base and ca. 1.2 mm wide above in short-styled and ca. 1.4 mm in long-styled flowers, glabrous outside, hairy in the throat, particularly in long-styled flowers ; lobes oblong, ca. 1-2 × 0.5 mm, glabrous. Stamens exserted for ca. 4 mm in short-styled flowers ; anthers ca. 1 mm long. Style plus stigmas 7-10 mm long in long-styled flowers, shorter than the corolla tube in short-styled flowers ; the exserted, filiform stigma lobes of long-styled flowers ca. 2-3 mm long. Ovary subglobose, ca. 1 mm long, glabrous to a little hairy.

Capsule ± thin-walled, subglobose, 5-6 mm in diam., glabrous. Seeds dark brown, ca. 2 mm in diam., with a broad irregularly lacerate circumferential wing. — B & P - Fig. 3, *B*.

Ecology and phenology : In or at the edge of forest over gneiss ; no further detailed information available. — Alt. : 1000-1440 m. — Flowers January ; fruits : no dates given.

Distribution (Fig. 11, *F*) : Endemic to Madagascar ; confined to the Central Plateau area.

Critical remarks : Only known from three collections from the late 19th century and one from 1955 (*Humbert & Capuron 28502*). As *D. hispida* seems to be confined to the heavily destroyed Central Plateau area it is possible that the apparently rare species is now extinct.

The known collections vary in their stem and leaf indumentum, ranging from very dense to almost absent. This variation, however, does not effect the stipules ; their margins are always beset with rather long, multicellular hairs.

D. hispida appears to be very close to the widely distributed *D. cernua*. In certain character states (e.g. leaf texture and shape, floral characteristics), it approaches the latter.

Material examined. — Madagascar : Ambohimitombo forest, Tanala [S 20.43, E 47.26], *Forsyth-Major 298, 357* (both BM) ; Andrambovato, E of Fianarantsoa [S 21.26, E 47.05], *Humbert & Capuron 28502* (P). — No locality given, *Baron 1304* (K × 2).

IMPERFECTLY KNOWN SPECIES

Danais comorensis Drake

Bull. Soc. Bot. France 45 : 348 (1898, publ. 1899) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 7 (1941). — " *Danais comorensis* Drake ex Cavaco, Adansonia, sér. 2, 8 : 387 & *pl. 1,5-7* (1968) ".

Type : *Boivin 3194*, Comores, Mayotte (holo-, P!).

The species is only known from the fruiting type specimen (a second collection cited by Cavaco, 1968, as being *D. comorensis* is in fact *D. longipedunculata*).

Little can be added to Cavaco's (l.c.) redescription (" *Danais comorensis* Drake *ex Cavaco* ", by the way, is unjustified because Drake's original diagnosis is perfectly valid) except that the specimen does not bear terminal but paired axillary inflorescences (this is also seen in his illustration).

It is suspected that the species might just be an odd, pubescent variant of *D. humblotii*. The latter also occurs on the Comores (but hairy variants are neither known from there nor from Madagascar). The species, nevertheless, is formally upheld at present. Flowering material would be needed to draw a definite conclusion on its status.

Danawis baronii [" *baroni* "] Homolle

Not. Syst. (Paris) 5 : 281 (1936) ; Boiteau, Bull. Acad. Malg. 24 : 6 (1941).

Type : *Baron 6607*, Madagascar, " North Madagascar " (holo-, P! ; iso-, K!).

Like the previous species (*D. comorensis*), *D. baronii* is only known from the type, a fruiting collection of which neither a precise locality nor data on habit and habitat are known.

The holotype is a portion of a branch only showing axillary inflorescences, whereas the isotype is comprised of the end piece of a branch with both terminal and axillary inflorescences. Conspicuous are the coriaceous leaves with the reticulate venation being raised and prominent both above and below.

It is suspected that it might be related to *D. humblotii*, from which it however differs in the texture of the leaves and the shape of the inflorescences. Before flowering material becomes available, the status and relationships cannot be determined with certainty.

UNCERTAIN GENERIC POSITION

The generic position of the following species is uncertain :

Danais coerulea Homolle ex Cavaco

Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, sér. 2, 37 : 718 (1966).

TYPE : *Perrier de la Bâthie 3823*, Madagascar, Manongarivo massif (holo-, P!).

The species, described as a shrub [1], is vegetatively characterized by large, broadly ovate, recurved foliaceous stipules. The inflorescences are congested and head-like, and the corolla tubes are hairy on their outside. In these characters, the species reminds of *Payera*. The inflorescences, however, are borne both axillary and terminal (whereas *Payera* has strictly terminal inflorescences).

Fruits and seeds would be needed to obtain more certainty about its generic position. — In his original description, CAVACO did include data on fruits and seeds ; it, however, is not known where he might have got them from since the type specimen, the only collection known, only bears buds and flowers. In any case, his characterization (" *capsula alba, carnosa, deinde sicca et dehiscente, lobis calycis coronata. Semina multa, minuta, alata* ") is too imprecise to be of help.

TO BE EXCLUDED FROM DANAIS

In addition to the relevant information in BUCHNER & PUFF (1993), a comment is necessary on

" *Danais homolleana* CAVACO " and " *Danais wernhami* "

The two names (both not correctly published) are apparently meant to be nomina nova for one and the same species, namely

1. Based on PERRIER's notes on the type sheet. His characterizations of growth habits are generally precise (as opposed to frequent imprecise and misleading habit descriptions by various other collectors and authors). It is, therefore, considered unlikely that *D. coerulea* is a liana [as would be typical for *Danais*].

Sabicea verticillata WERNHAM

Monograph of the genus *Sabicea* : 74 (1914). Type : *Humblot 213,* Madagascar, without locality (holo-, P! ; iso-, BM).

The first name, " *Danais homolleana* CAVACO ", appears on a revision label written by CAVACO and dated " 1967 " (attached to the type sheet of *Sabicea verticillata* in herbarium P). It is undoubtedly meant to be a *nom. nov.* [because there is a *D. verticillata* BAKER (1883)].

CAVACO might have overlooked that he had previously chosen a different new name, i.e., " *Danais wernhami* ". — The latter is included in his key of *Danais* (CAVACO, 1966) but there is neither an author given nor is there any indication whatsoever that it is meant to be a *nom. nov.* The key characters, nevertheless, leave no doubt that " *Danais wernhami* " also refers to *Sabicea verticillata.*

The problem of a correct *nom. nov.* for *Sabicea verticillata,* however, need not be considered any further. A reinvestigation of the type specimen showed that a transfer of the species to *Danais* is not justified. Handwritten comments on the type sheet (" very young seeds winged "), which probably prompted CAVACO to place the species with *Danais,* are misleading. The specimen only has flowers but no young fruits.

LITERATURE CITED

BREMEKAMP, C. E. B., 1948. — On a species of *Danais* Commers. ex. Vent. occurring on the African continent. *Kew Bull.* 1948 : 188-190.

BUCHNER, R. & PUFF, C., 1993. — The genus complex *Danais-Schismatoclada-Payera (Rubiaceae).* Character states, generic delimitation and taxonomic position. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.,* Paris, 4e sér., 15, section B, *Adansonia,* nos 1-4 : 23-74.

CAVACO, A., 1965 (publ. 1966). — Les *Danais (Rubiaceae)* de Madagascar et des Comores. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.,* sér. 2, 37 : 717-723.

HOLMGREN, P. K., HOLMGREN, N. H. & BARNETT, L. C., 1990. — *Index Herbariorum.* Part I : The herbaria of the world. Ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx, New York [Regnum Vegetabile vol. 120].

PUFF, C., 1991. — The monotypic Malagasy genus *Alleizettea* is *Danais volubilis (Rubiaceae). Novon* 1 : 134.

VERDCOURT, B., 1976. — *Rubiaceae* (part 1). *In* : POLHILL, R. M. (ed.), *Flora of Tropical East Africa* : 1-414. Agents for Oversea Governments and Admin., London.

VERDCOURT, B., 1989. — 108. Rubiacées. *In* : BOSSER, J., CADET, T., GUÉHO, J. & MARAIS, W. (ed.), *Flore des Mascareignes* : 1-135. Sugar Ind. Res. Inst., Mauritius.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 65-70.

Alantsilodendron Villiers, genre nouveau de *Leguminosae-Mimosoideae* de Madagascar

J.-F. Villiers

Résumé : Le genre *Alantsilodendron* Villiers, endémique de Madagascar, est reconnu ; six nouvelles combinaisons sont établies et une nouvelle espèce est décrite.

Summary : The genus *Alantsilodendron*, endemic from Madagascar, is recognized ; six new combinations are established and one new species is described.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Dichrostachys* (De Candolle) Wight & Arnott (espèce-type : *D. cinerea* (Linné) Wight & Arnott, 1834) regroupe dans sa conception actuelle une douzaine d'espèces tropicales, malgaches pour la plupart. En fait, l'étude macromorphologique des différents taxons met en évidence une nette hétérogénéité ; si certaines espèces montrent les caractères distinctifs du genre (ou tout au moins la plupart) comme par exemple les inflorescences spiciformes à deux ou trois types de fleurs et le périanthe dialypétale, d'autres présentent des éléments constants, différents des précédents permettant de définir un genre nouveau de *Leguminosae-Mimosoideae*, endémique de Madagascar.

ALANTSILODENDRON Villiers, *gen. nov.*

Frutex inermis. Ramuli laterales breves. Stipulae persistentes, connatae ad basim et cum petiolo. Folia bipennata, solitaria vel fasciculata super ramulos laterales, uni- vel plurijuga ; petiolus cum glandula. Inflorescentia : spica capituliformis. Flores similes, ⚥, pentamerae. Petala connata. Stamina 10, libera, anthera cum glandula. Ovarium sessile vel subsessile ; stigma tenuis tubulosa. Legumen lignosum sessile vel subsessile, bivalve, pubescens, margines fortiter crasses. Semina areolata.

Espèce-type : *Alantsilodendron villosum* (R. Vig.) Villiers (= *Dichrostachys villosa* R. Vig.)

Arbuste inerme. Brachyblastes latéraux toujours présents. Feuilles le plus souvent sur les brachyblastes. Stipules persistantes, soudées à la base entre elles par leurs marges abaxiales ainsi qu'à la base du pétiole (abscission de celui-ci juste au-dessus de la soudure), formant une gaine plus ou moins développée, souvent strobiliforme, autour des brachyblastes. Pétiole portant une glande au sommet de la face supérieure. Rachis avec ou sans glande. Pennes opposées, 1 à plusieurs paires. Folioles opposées. Inflorescence en épi capituliforme sur les brachyblastes. Fleurs homomorphes, hermaphrodites, pentamères, sessiles. Calice à sépales

longuement soudés. Corolle à pétales plus ou moins longuement soudés en tube. Etamines 10 alterni- et épipétales, libres ; anthère plus ou moins sub-basifixe, à connectif à prolongement glanduleux au sommet. Pistil non stipité (parfois faiblement sub-stipité) ; ovaire pubescent, style terminé par un stigmate généralement rétréci tubuleux. Gousse ligneuse sessile bivalve, pubescente, à bords suturaux très épaissis. Graine aréolée.

Par l'ensemble des caractères génériques, *Alantsilodendron* appartient à la tribu des *Mimoseae* Bronn.

Le groupe *Dichrostachys*, défini par LEWIS & ELIAS (1981), regroupant les genres *Dichrostachys sensu lato, Gagnebina* Neck., *Desmanthus* Willd., et *Neptunia* Lour., est caractérisé par les inflorescences à fleurs hétéromorphes dialypétales. Le genre *Alantsilodendron*, par ses inflorescences à fleurs homomorphes gamopétales, s'en sépare aisément. Il présente certaines affinités macromorphologiques avec le genre *Xylia* Benth. comme les pétioles glanduleux, l'homomorphie florale, la gamopétalie, le connectif glanduleux, le stigmate tubuleux ; mais il s'en distingue par les brachyblastes et les stipules, l'inflorescence en capitule épais, le fruit très ligneux en forme de « boomerang ».

Alantsilodendron alluaudianum (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys alluaudiana* R. VIG. [Arch. Bot. 6 : 110 (1944)] [1] ; Not. Syst. 13(4) : 345 (1948).

TYPE : *Alluaud 78*, Madagascar (holo-, P !).

Cette espèce reste proche d'*A. decaryanum* ; mais elle s'en distingue par la présence de glandes sur le rachis, par le plus grand nombre de pennes, par la pubescence apprimée des folioles, et la pubescence des pétales.

L'aire actuellement connue d'*A. alluaudianum* est limitée à la partie sud-orientale du Domaine du Sud.

Alantsilodendron brevipes (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys brevipes* R. VIG. [Arch. Bot. 6 : 109 (1944)] ; Not. Syst. 13(4) : 344 (1948).

TYPE : *Humbert & Swingle in Humbert 5309*, Madagascar, près du lac Manampetsa, vers le delta de la Linta (lecto-, P ! ici désigné ; isolecto-, P !).

AUTRE SYNTYPE : *Humbert & Swingle in Humbert 5458, eod. loc.* (P !).

L'aire de cette espèce est limitée au Sud de la région occidentale, entre Toliara et Ifanaty.

1. Le volume VI des Archives de Botanique a été entièrement détruit avant sa distribution ; seuls deux volumes incomplets ont été sauvegardés et sont conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. N'ayant pas été distribué, il ne constitue pas une publication valide. Cependant nous le signalons compte tenu des commentaires importants que R. VIGUIER fait sur les différentes espèces citées ici.

Alantsilodendron decaryanum (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys decaryana* R. Vig. [Arch. Bot. 6 : 109 (1944)] ; Not. Syst. 13(4) : 345 (1948).

Type : *Decary 3226*, Madagascar, distr. Ambovombe, Ambosoary (lecto-, P ! ici désigné ; isolecto-, P !).

Autre syntype : *Humbert 5625*, Madagascar, env. Ambovombe (P !).

Cette espèce est proche de *A. alluaudianum* ; mais elle s'en distingue par l'absence de glande sur le rachis, par le nombre inférieur de pennes, par la pubescence hérissée de folioles et par la glabrescence de la corolle.

L'aire est limitée à la partie sud-orientale du Domaine du Sud.

Alantsilodendron glomeratum Villiers, *sp. nov.*

A speciebus notis ramiusculis lateralibus privatim brevissimis, inflorescentiis cum pedunculis brevissimis (inflorescentiis similibus glomeratis) differt.

Type : *Capuron 27891 SF*, Madagascar, calcaires aux environs est et sud de la Table, Tuléar (holo-, P ! ; iso-, P !).

Arbuste. Jeunes pousses pubescentes. Ramilles et rameaux âgés glabres, gris sur le sec, plus ou moins fortement ridés longitudinalement, à lenticelles en fente à bords liégeux. Brachyblastes très courts, parfois spinescents. Stipules glabres, asymétriquement lancéolées, longues de 1,5- 2 mm, marges plus ou moins ciliées, sommet très aigu, fortement nervurées sur le sec ; stipules soudées par paires au pétiole, formant après abscission du pétiole, par leurs restes persistants emboités une gaine autour des brachyblastes. Feuilles jeunes solitaires sur les brachyblastes ; pétiole pubescent avec quelques poils glanduleux épars rouges sur le sec, long de 0,4 cm, face supérieure canaliculée terminée par une glande courtement columnaire pubescente à glabre ; rachis pubescent avec des poils glanduleux rouges sur le sec plus nombreux au niveau de l'insertion des pennes, face supérieure canaliculée portant une glande courtement columnaire au niveau de l'insertion des paires de pennes, face inférieure terminée par un mucron oblong, brun sur le sec, plus ou moins pubescent dessus et aplati dorsiventralement ; pennes 3 paires, axe de la penne pubescent dessous, long de 1,5-4 mm, face supérieure faiblement carénée et face inférieure terminée par un mucron court ; folioles 7-13 paires, subsessiles, limbe glabre sur les deux faces, vert sur le sec, étroitement oblong, atteignant 1,5 × 0,3 mm, base asymétrique : bord proximal arrondi-cordé et bord distal courtement arrondi, sommet largement arrondi, nervure primaire plus ou moins médiane, visible dessous, reste de la nervation non visible.

Inflorescence le plus souvent sur rameaux défeuillés, en épi capituliforme, très courtement pédonculé. Pédoncule pubescent long de 2 mm. Axe inflorescentiel épaissi, pubescent avec quelques poils glanduleux rouges sur le sec. Bractées basales pubescentes extérieurement, largement elliptiques fortement recourbées, longues de 1 mm, marge ciliée, sommet aigu. Bractéoles tôt caduques. Fleurs hermaphrodites, sessiles. Calice obconique, éparsement pubescent sur le tube, plus densément sur les lobes, long de 1,75 mm ; lobes libres oblongs,



Fig. 1. — **Alantsilodendron glomeratum** Villiers : **1**, rameau fleuri ; **2**, brachyblaste ; **3**, sommet du pétiole ; **4**, folioles ; **5**, fleur ; **6**, anthère ; **7**, pistil. (*Capuron 27891 SF*).

charnus, brun-noir sur le sec, longs de 0,75 mm, sommet sub-aigu à obtus. Corolle glabre finement papyracée, longue de 2,5 mm ; lobes libres obovés, longs de plus ou moins 1,5 mm, sommet épaissi aigu. Etamines 10, longues de 10,5-13 mm, libres ; anthère basifixe, ellipsoïde, longue d'environ 0,5 mm, connectif prolongé en une très courte pointe peu saillante. Pistil sessile ; ovaire pubescent, ellipsoïde, long de 1,5 mm, à 9 ovules ; style long de 1,5-2 mm, à stigmate capité.

Infrutescence et fruit inconnus.

Cette espèce est aisément reconnaissable par ses brachyblastes particulièrement peu développés et ses inflorescences très courtement pédonculées (aspect de glomérule).

La floraison a apparemment lieu avant la foliaison ou au tout début de celle-ci.

A. glomeratum n'est actuellement connu que par le type ; c'est un taxon du Domaine du Sud.

Alantsilodendron humbertii (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys humbertii* R. VIG. [Arch. Bot. 6 : 105 (1944)], Not. Syst. 13(4) : 344 (1948).

TYPE : *Humbert 2781*, Madagascar, plateaux et vallée de l'Isalo (lecto-, P ! ici désigné ; isolecto-, P !).

AUTRES SYNTYPES : *Decary 3072*, Madagascar, Behara (P !) ; *Humbert 2674*, Madagascar, env. Tongobory, vallée de l'Onilahy (P !) ; *Perrier de la Bâthie 12754*, Madagascar, Tongobory (P !) ; *17372*, Madagascar, Benetitra (P !).

L'aire de cette espèce est limitée au Sud de la région occidentale, entre Tongobory et Fort-Dauphin (Tolanaro).

Alantsilodendron mahafalense (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys mahafalensis* R. VIG. [Arch. Bot. 6 : 107 (1944)] ; Not. Syst. 13(4) : 344 (1948).

TYPE : *Humbert 2666*, Madagascar, plateau Mahafaly, vallée de l'Onilahy, vers l'embouchure (holo-, P ! ; iso-, P !).

C'est une espèce du Domaine du Sud.

Alantsilodendron pilosum Villiers, *nom. nov.*

— *Dichrostachys cinerea* R. VIG. [Arch. Bot. 6 : 111 (1944)] ; Not. Syst. 13(4) : 344 (1948), *nom. rejec.*

TYPE : *Humbert & Perrier de la Bâthie in Humbert 2495*, Madagascar, env. Tuléar, delta du Fiherenana (holo-, P ! ; iso-, P !).

D. cinerea R. Vig. est un homonyme postérieur au *Dichrostachys cinerea* (L.) Wight & Arnott (Prodr. Fl. Ind. Or. : 271, 1834) ; c'est donc un nom à rejeter. La diagnose et la typification du taxon de R. VIGUIER définissent *A. pilosum*.

A. pilosum montre quelques ressemblances d'ensemble avec *A. brevipes* ; cependant on peut l'en distinguer par le plus grand nombre de pennes, la nervation secondaire des folioles presque ou totalement absente, le calice court et la corolle pubescente.

L'aire de cette espèce endémique de Madagascar est limitée au Domaine du Sud, dans la région de Tuléar. Elle semble préférer les sols calcaires.

Alantsilodendron villosum (R. Vig.) Villiers, *comb. nov.*

— *Dichrostachys villosa* R. Vig., [Arch. Bot. 6 : 104 (1944)] ; Not. Syst. 13(4) : 343 (1948).

Type : *Perrier de la Bâthie 3086*, Monts Andrafianema, bassin de la Loky (holo-, P !).

Cette espèce n'est connue que par l'échantillon-type ; c'est la seule espèce du genre trouvée dans le Nord de Madagascar.

Clé des espèces

1. Pennes plus de 2 paires.
  2. Pennes plus de 30 paires .... *A. villosum*
  2'. Pennes moins de 10 paires.
    3. Pas de glande rachiale .... *A. humbertii*
    3'. Glandes rachiales présentes.
      4. Limbe pubescent hérissé sur les deux faces .... *A. pilosum*
      4'. Limbe glabre ou éparsement pubescent à la face inférieure.
        5. Rameaux jeunes glabres, brachyblastes très courts, nervation du périanthe non saillante, corolle glabre .... *A. glomeratum*
        5'. Rameaux jeunes pubescents, brachyblastes longs, nervation du périanthe forte, corolle pubescente .... *A. alluaudianum*

1'. Pennes 1-2 paires.
  6. Pétiole pubescent.
    7 . Limbe pubescent à la face inférieure seulement .... *A. decaryanum*
    7'. Limbe pubescent sur les deux faces.
      8. Nervation secondaire saillante à la face inférieure des folioles .... *A. brevipes*
      8'. Nervation secondaire non visible ou 1-2 nervures secondaires basales visibles ... *A. pilosum*
  6'. Pétiole glabre .... *A. mahafalense*

BIBLIOGRAPHIE

Lewis, G. P. & Elias, T. S., 1981. — *Advances in Legume Systematics,* part 1 : 155-190, 5 fig.

Viguier, R., 1948. — Leguminosae Madagascarienses novae. *Not. Syst.* 13 (4) : 343-346.

Wight, R. & Walker-Arnott, G. A., 1834. — *Prodromus Florae Peninsulae Indiae Orientalis,* 480 p.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 71-74.

Une nouvelle espèce de *Nephthytis* Schott (*Araceae*) en République du Congo

Ch. de Namur & J. Bogner

Résumé : Description d'une nouvelle espèce du genre *Nephthytis* Schott (*Araceae*), *N. mayombensis* de Namur & Bogner, apparemment endémique dans la forêt de Mayombe, au Sud-Ouest de la République du Congo ; elle est proche d'une espèce voisine du Gabon, *N. hallaei* (Bogner) Bogner, et en diffère par le limbe des feuilles plus étroit, avec 9-15 nervures primaires latérales de chaque côté, la spathe elliptique, des fleurs femelles plus nombreuses (28-32), et sa taille 2-3 fois plus grande.

Summary : Description of an apparently endemic new species of the genus *Nephthytis* Schott (*Araceae*), *N. mayombensis* de Namur & Bogner, from the Mayombe forest in the southwest of the Congo Republic ; it differs from *N. hallaei* (Bogner) Bogner, an allied species from Gabon, by narrower leaf-blades with 9-15 primary lateral veins on each side, an elliptic spathe, more (28-32) female flowers, and the larger dimensions of the plant (twice to three times the size of *N. hallaei*).

Christian de Namur, Laboratoire de Botanique, Université de Provence, 3, Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 3, France.
Josef Bogner, Botanischer Garten, Menzinger Str. 63, 80638 München, Allemagne.

Lors d'une prospection botanique dans le Mayombe congolais, massif forestier situé dans le Sud-Ouest de la République du Congo, l'un de nous (Ch. de N.) a eu la chance de découvrir une nouvelle espèce du genre *Nephthytis* Schott (*Araceae*).

La station où elle a été repérée (et où des prélèvements de matériaux pour nos études taxonomiques subséquentes ont été effectués) se trouve dans le sous-bois d'une forêt dense humide, en bordure d'une piste forestière récemment ouverte. Des plantes appartenant à cette espèce formaient, à cet endroit, un dense peuplement couvrant une surface d'environ 20 m². Malgré les recherches très approfondies à cet égard, aucune autre station n'a été trouvée dans le secteur. Cette nouvelle espèce semble donc assez rare, et, de toute évidence, endémique dans la région, d'ailleurs réputée pour le nombre élevé de plantes endémiques dans sa végétation.

Nephthytis mayombensis de Namur & Bogner, *sp. nov.*

N. hallaei (Bogner) Bogner *affinis, differt foliorum limbis elongati-triangularibus (longioribus quam latis) et cum 9-15 nervis primariis in utroque latere institutis, spatha elliptica, magnitudine totae plantae (duplo vel triplo maiore quam in* N. hallaei). — N.B. : N. hallaei *foliorum limbos late-triangulares (latiores quam longos) cum 4-5 nervis primariis tantum in utroque latere institutis et spatham ovalem habet.*

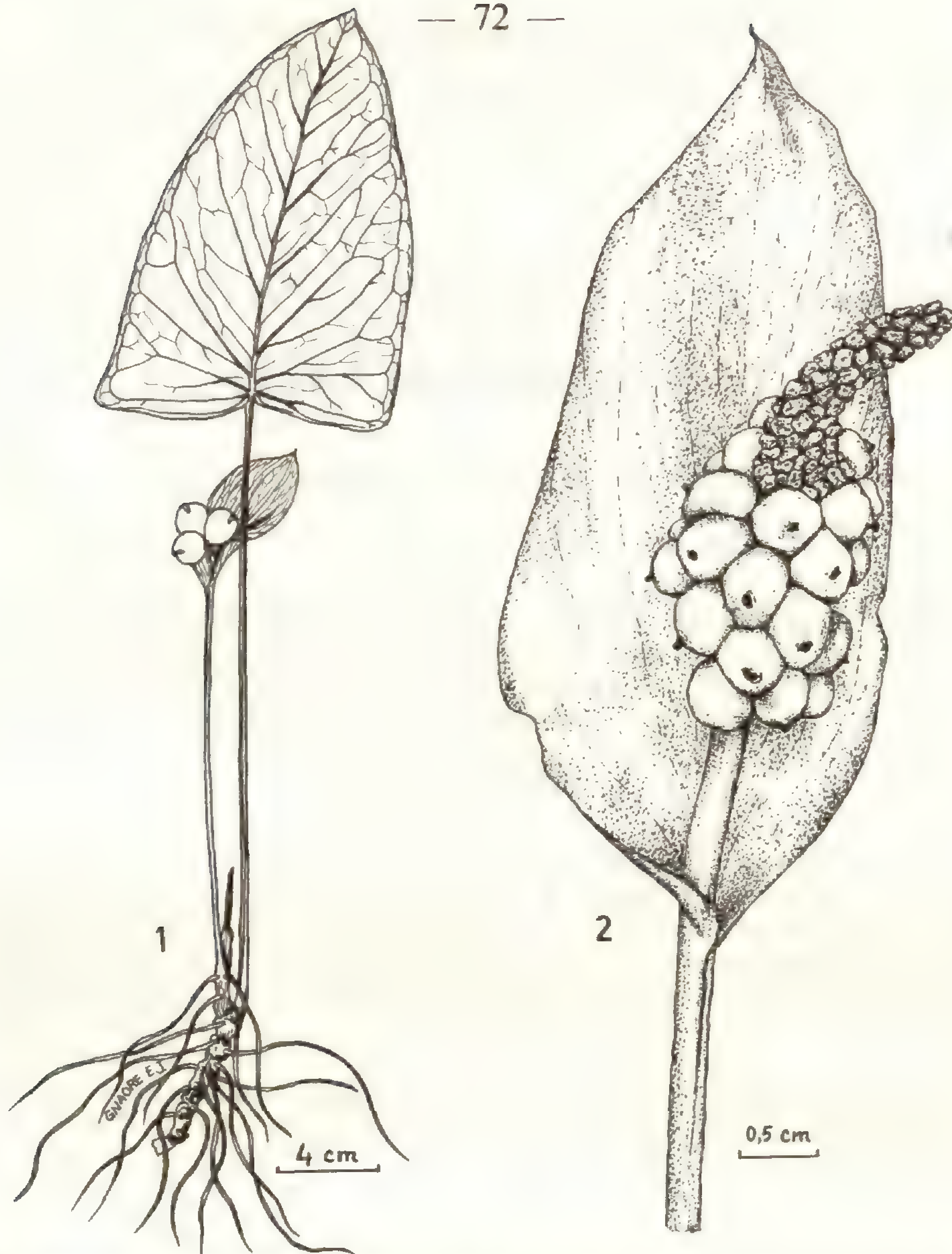


Fig. 1. — **Nephthytis mayombensis** de Namur & Bogner : **1**, aspect général, avec infrutescence (dessin de E.J. GNAORE) ; **2**, infrutescence. (*de Namur 2985*, type).

Planta herbacea, rhizomate repenti, ramificato, circiter (5-)8-10 mm in diametro, internodiis brevibus, circiter 1 cm longis, cataphyllis 7-8 cm longis, membranaceis, petiolis 20-30(-33) cm longis, vaginis paullo evolutis, 1-1,5 cm longis. Limbus foliorum anguste-triangularis ad sublobatus in regione basali, interdum subhastatus, circiter (15-)18-21(-25) cm longus et basin versus (12-)15-17 cm latus, viridis, nervi secondarii (9)10-15 in utroque latere, circiter 4-10 mm ante marginem arcuatim anastomosantes ; haec dispositio nervorum plerumque reticulata superficiei limbi aspectum pustulato-foveolatum confert, costa media valida.

Pedunculus (10-)13-18 cm longus, pallide viridis. Spatha elliptica, circiter 4,5-5,5 cm longa, 2,5-3 cm late, viridis, basi in pedunculo decurrens, per anthesin et ab initio status fructificationis erecta, deinde leviter reclinata (partim fructificationis causa). Spadix liber ad circiter 2,5 cm et in hac parte 5-7 mm in diametro, fertilis usque ad apicem, a stipite 8-10 mm longo suffultus; pars inferior stipitis cum spatha connata ; pars masculina 2 cm longa, pars feminina 5-6 mm longa. Flores unisexuales, sine perigonio, flores masculini et feminini modo directo propinqui. Flos masculus cum stamine sessili, 4-loculare, dehiscentia antherarum a duobus poris apicalibus effecta. Flores feminini circiter 28-32, pistilla in 4-5 annulis inserta, plus minusve globulosa, stylo brevissimo. Ovarium uniloculare, ovulo singulari basilari, anatropo.

Fructus globulosi, 1,2-1,3 cm in diametro, virides, postremo aurantiaci (in stato maturo). Semen globulosum, circiter 1 cm in diametro.

TYPE : *de Namur 2985* (holo-, P ; iso-, M, P).

Plante herbacée à rhizome rampant, ramifié, d'environ (5-)8-10 mm de diamètre, entre-nœuds courts environ 1 cm de long. Cataphylles de 7-8 cm de long, membraneuse. Pétiole de 20-30(-33) cm, gaine peu développée, 1-1,5 cm de long. Limbe étroitement triangulaire à sub-lobé à la base, parfois sub-hasté, d'environ (15-)18-21(-25) cm de long et de (12-)15-17 cm de large à la base, verte. Nervures primaires latérales (9)10-15 de chaque côté, se rejoignant en arceaux à environ 4-10 mm du bord du limbe, celui-ci ayant un aspect gaufré ou un peu bosselé à la face supérieure, nervure médiane robuste ; nervation réticulée.

Pédoncule de (10-)13-18 cm de long et de couleur vert pâle. Spathe elliptique d'environ 4,5-5,5 cm de long et 2,5-3 cm de large au milieu, vert, à base décurrente sur le pédoncule, dressée durant la floraison et le début de fructification puis rejetée légèrement en arrière lors du développement des fruits. Spadice libre d'environ 2,5 cm et 5-7 mm de diamètre, fertile jusqu'au sommet et porté par un stipe d'environ 8-10 mm dont la moitié inférieure est soudée à la spathe ; partie mâle d'environ 2 cm de long, partie femelle 5-6 mm de long. Fleurs unisexuées, sans périgone, les mâles et les femelles avoisinantes directement. Fleurs mâles à 1 étamine sessile possédant 4 loges, la déhiscence se faisant par deux pores apicaux. Fleurs femelles environ 28-32, pistils répartis sur 4-5 anneaux, plus ou moins globuleux, à style très court. Ovaire uniloculaire avec un ovule basilaire anatrope.

Fruits globuleux, 1,2-1,3 cm de diamètre, verts puis orangés à maturité. Graine globuleuse, d'environ 1 cm de diamètre.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — RÉPUBLIQUE DU CONGO : *Attims 156*, Mayombe (IEC) ; *de Namur 2985*, Mayombe, forêt au sud de Kakamoeka, 4°25'S, 12°07'E, 6.11.1983, type (M, P) ; *Koechlin 2353*, Mayombe (IEC).

A l'endroit où elle a été trouvée, cette plante formait un tapis assez dense d'environ 20 m^2. Les échantillons récoltés étaient en fruits le 6 novembre 1983 ; ceux qui ont été ramenés ont fleuri à Brazzaville en janvier-février 1984, puis de nouveau en juillet de cette même année, et en septembre. Au cours de la floraison nous avons observé quelques petites mouches (*Drosophila s.l.*) à l'intérieur des spathes.

Cette espèce se distingue assez facilement des autres *Nephthytis* par la forme étroitement triangulaire à sub-lobée de ses feuilles, particularité la rapprochant de *N. hallaei* (= *Callopsis hallaei* Bogner), voir BOGNER (1969, 1980), mais dont elle est cependant bien distincte par les caractères suivants :

	N. hallaei	*N. mayombensis*
Pétiole (longueur)	4-11 cm	20-33 cm
Limbe de feuille	largement triangulaire, 5-10 × 4,5-11 cm	étroitement triangulaire, 15-25 × 12-17 cm
Nervures primaires latérales	4-5	9-15
Pédoncule (longueur)	3-5 cm	10-18 cm
Spathe	ovée, 1,8-3,5 × 1,2-2,3 cm	elliptique, 4,5-5,5 × 2,5-3 cm
Spadice (longueur)	1,5-2,5 cm	2,5 cm
Stipe (longueur)	3-6 mm	8-10 mm
Fleurs femelles	(2)4-10	28-32

BIBLIOGRAPHIE

BOGNER, J., 1969. — Une nouvelle espèce du genre *Callopsis* Engl. (Aracées) et considérations taxinomiques sur ce genre. *Adansonia*, sér. 2, 9 (2) : 285-291.

BOGNER, J., 1980. — On two *Nephthytis* species from Gabon and Ghana. *Aroideana* 3 (3) : 75-85.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 75-102.

Révision du genre *Vaughania* S. Moore (*Leguminosae-Papilionoideae-Indigofereae*)

D.J. Du Puy, J.-N. Labat & B.D. Schrire

Résumé : *Vaughania* S. Moore n'était connu jusqu'à présent que par un unique spécimen de *V. dionaeifolia* S. Moore. Ce genre est considérablement élargi, incluant 6 espèces placées précédemment dans *Indigofera* et 4 espèces nouvelles décrites ici.

Summary : Previously only known from a single specimen of *Vaughania dionaeifolia* S. Moore, the genus *Vaughania* S. Moore has been greatly enlarged in this study to include 6 species formerly included in *Indigofera* and 4 new species.

*David J. Du Puy et Brian D. Schrire, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB, England.
Jean-Noël Labat, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, UMS 826 CNRS-MNHN, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.*

Le genre *Vaughania* a été décrit par Moore (1920), d'après un spécimen unique collecté à Madagascar par Vaughan Thompson et conservé au BM. Cette plante curieuse lui semblait à la fois proche de *Millettia* (tribu des *Millettieae*) et de *Desmodium*, *Pteroloma* ou *Droogmansia* (tribu des *Desmodieae*). Elle différait de la première tribu par les feuilles, les inflorescences et un étendard relativement plus étroit, et de la seconde par les gousses non septées.

Viguier, dans un travail non publié de 1944 [1], plaçait le genre *Vaughania* dans la tribu des *Galegeae*, sous-tribu des *Indigoferinae*, considérant ce genre proche d'*Indigofera*, avec *I. depauperata* Drake comme espèce de transition possible. Pour Polhill (1981) *Vaughania* était un synonyme d'*Indigofera*.

Viguier (*l.c.*) divisait les *Indigofera* de Madagascar en 13 séries. La série 12 comprenait, entre autres, un groupe d'espèces qui étaient des petits arbres ou des arbustes de 1-10 m de hauteur, avec 1-5 folioles et souvent des pétioles aplatis transformés en phyllodes.

Lors d'une première étude pour une analyse cladistique de la tribu des *Indigofereae* en Afrique et à Madagascar (Schrire, 1991), il est apparu que ce groupe d'espèces avait en commun avec *Vaughania dionaeifolia* les caractères suivants :

1. Le travail de R. Viguier sur les Légumineuses de Madagascar devait être publié dans le numéro 6 des Archives de Botaniques de Caen, mais la totalité de l'impression fut détruite chez l'imprimeur lors du bombardement de Saint Lô en Juin 1944 (pour plus de détail, voir l'avertissement de H. Humbert dans R. Viguier, *Notul. Syst.* (*Paris*) 13(4) : 333-334). Seules deux épreuves incomplètes ont pu être sauvées par R. Meslin ; elles se trouvent actuellement à la bibliothèque du Laboratoire de Phanérogamie du M.N.H.N., et ne permettent pas de considérer ce travail comme validement publié. Ainsi, H. Humbert décida de publier à titre posthume les nouveaux genres et espèces décrits par R. Viguier dans une série d'articles intitulée « *Leguminosae Madagascariensis Novae* » dans la revue « *Notul. Syst.* (*Paris*) », entre 1949 et 1952.

— écorce se déchirant en bandes à la cassure des rameaux ;
— stipules intrapétiolaires, soudées en une pièce unique, bifide ou entière au sommet ;
— pétioles et rachis souvent aplatis, parfois nettement transformés en phyllodes et se substituant aux folioles ;
— corolle généralement asymétrique et paraissant contortée (carène enroulée en spirale) ;
— tube staminal courbé (habituellement contorté), avec les étamines libres au sommet sur au moins un tiers de leur longueur ;
— anthères munies de poils en touffes plumeuses à la base et au sommet ;
— stigmate oblique, souvent cratériforme ;
— endocarpe de la gousse sans dépôt de tanin.

Les caractères de l'écorce, des stipules et de la corolle sont des autapomorphies chez *Vaughania* alors que les pétioles aplatis existent parallèlement chez quelques rares espèces d'*Indigofera* (comme par exemple chez *I. compressa* de Madagascar). Les caractères du tube staminal et des anthères sont des synapomorphies avec *Rhynchotropis* Harms. et le caractère du stigmate caractérise le grand groupe monophylétique qui inclut *Rhynchotropis*, *Microcharis* Benth., *Indigastrum* Jaub. & Spach et *Cyamopsis* DC. *Vaughania* est le groupe frère d'*Indigofera*, ce dernier étant caractérisé par deux autapomorphies : présence de dépôts de tanin dans l'endocarpe, et d'une frange proximale de poils le long de la marge supérieure de la carène.

Dans cette étude le genre *Vaughania* est très élargi, avec en plus de *V. dionaeifolia* Moore (1920), l'inclusion de :

— six espèces placées précédemment dans *Indigofera* : *I. cloiselii* et *I. depauperata* (Drake, 1903), *I. perrieri* et *I. xerophila* (Viguier, 1949), *I. cerighellii* et *I. humbertiana* (Peltier, 1965) ;
— quatre espèces nouvelles décrites ici : *V. interrupta*, *V. longidentata*, *V. mahafalensis* et *V. pseudocompressa*.

Le genre *Vaughania* peut être divisé en 5 groupes naturels :

— Groupe 1 : *V. pseudocompressa* et *V. longidentata*. Corolles symétriques à carène droite et dirigée vers l'avant ; calices, bractées et feuilles de forme variable. Ce premier caractère floral oppose nettement les deux espèces de ce groupe à toutes les autres. *V. pseudocompressa* présente un caractère unique dans le genre : la forme asymétrique du calice dont toutes les dents sont regroupées sous la base de la carène.

— Groupe 2 : *V. cloiselii*. Corolles asymétriques ; bractées persistantes ; feuilles avec de nombreuses folioles ; pétioles et rachis cylindriques. Les corolles ont la même forme générale que celles des espèces suivantes. Par contre, cette espèce a en commun avec *V. pseudocompressa* le caractère de persistance des bractées, alors que chez les autres espèces du genre les bractées sont caduques relativement tôt.

— Groupe 3 : *V. humbertiana*, *V. interrupta*, *V. depauperata*, *V. cerighellii*, *V. mahafalensis*. Corolles asymétriques ; bractées caduques relativement tôt ; feuilles à nombre de folioles variables, avec une tendance à la réduction de ce nombre à l'intérieur du groupe ; pétioles et rachis aplatis à ailés, parfois transformés en phyllodes ; folioles à nervures secondaires peu nom breuses. *V. humbertiana* est affin de *V. cloiselii* par le nombre élevé de folioles. *V. interrupta*,

V. depauperata et *V. cerighellii* sont trois espèces affines caractérisées par la présence de phyllodes bien développés pouvant assurer l'assimilation chlorophyllienne plus longtemps ou à la place des folioles, ces derniers étant absents ou caduques relativement tôt au cours de la période végétative. *V. mahafalensis* est une espèce intermédiaire entre ce groupe et les deux suivants, par ses feuilles très généralement unifoliolées et ses pétioles aplatis à légèrement ailés.

— Groupe 4 : *V. dionaeifolia.* Corolles asymétriques ; feuilles unifoliolées ; pétioles aplatis à ailés, parfois transformés en phyllodes ; folioles à 10-20 (ou plus) nervures secondaires.

— Groupe 5 : *V. perrieri.* Corolles asymétriques ; feuilles unifoliolées ; pétioles cylindriques ; folioles à 3-5(9) nervures secondaires.

Le matériel disponible de *V. xerophila* ne permet pas d'inclure avec certitude cette espèce dans l'un des groupes précédents. Ce taxon est certainement proche du groupe 3, et en particulier de *V. mahafalensis*, par les pétioles plats à la face supérieure, mais également du groupe 5 (*V. perrieri*) par les feuilles unifoliolées.

VAUGHANIA S. Moore

Journ. Bot. 58 : 188 (1920).
— [*Indigofera* série 12 de VIGUIER, Légum. Madagasc. : 347 (1944, *unpubl.*) *p.p.*].
— *Indigofera* L. *p.p.*, POLHILL *in* POLHILL & RAVEN, Adv. Leg. Syst. 1 : 291 (1981).

Espèce-type : *Vaughania dionaeifolia* S. Moore.

Arbres jusqu'à 10 m de hauteur ou plus couramment arbustes, généralement caducifoliés ; branches nombreuses, rigides, portant souvent de nombreux brachyblastes épais, parfois transformées en cladodes (*V. pseudocompressa*) ; écorce se déchirant en bandes à la cassure des rameaux. Poils naviculaires à branches ± de la même taille, blancs ou mélangés avec des poils bruns à noirâtres, plus denses sur les organes végétatifs jeunes et les inflorescences. Corps perlés présents à la base des feuilles et entre les folioles. Stipules intrapétiolaires soudées en une pièce unique, bifide ou entière au sommet, rigide, persistante même après la chute des feuilles. Chez certaines espèces elles forment les brachyblastes, par empilement sans élongation des entre-nœuds. Feuilles 1-11(-15)-foliolées, ou foliole absente ; pétioles et rachis souvent aplatis, ailés ou parfois élargis en phyllodes, ces derniers souvent persistants, parfois semblables à des feuilles simples si les folioles ne se développent pas ou sont rapidement caduques ; stipelles parfois présentes.

Racèmes axillaires spiciformes, généralement assez courts et pauciflores, sessiles à courtement pédonculés ; bractées aciculaires à deltoïdes ou ovales-cupuliformes, souvent coriaces, imbriquées ; bractéoles absentes. Fleurs longues de 4-15 mm, habituellement roses ou mauves, parfois blanchâtres ; étendard avec une petite tâche basale blanchâtre ; pétales rapidement caduques. Calice assez densément couvert de poils strigueux blancs ou plus souvent noirâtres, à 5 dents généralement plus courtes que le tube et dressées, parfois plus longues ou toutes regroupées sous la base de la carène. Corolle généralement asymétrique et paraissant tordue à cause de la carène enroulée en spirale, parfois symétrique avec la carène droite et dirigée vers l'avant (chez *V. longidentata* et *V. pseudocompressa*) ; étendard dressé, suborbiculaire, couvert de poils strigueux ± denses à la face dorsale ; carène généralement tordue

et enroulée en spirale en face de l'étendard, une aile suivant la torsion de la carène et restant appliquée contre celle-ci et l'autre s'en éloignant. Etamines de 6-14 mm de longueur ; filets soudés en un tube sur env. les deux tiers de leur longueur, courbes et habituellement épousant la forme de la carène, persistants après la chute des pétales ; étamine vexillaire libre ; anthères munies de poils en touffes plumeuses à la base et au sommet. Ovaire strigueux ; style généralement courbe, renflé à l'extrémité en un stigmate subterminal.

Gousses 1-12-séminées, droites, linéaires, sub-cylindriques avec des sutures légèrement épaissies et un sommet terminé par une pointe constituée par la base persistante du style, finement strigueuses, déhiscentes en spirale ; endocarpe papyracé, formant des septa entre les graines, sans dépôts de tanin. Graines ellipsoïdes à oblongues-ellipsoïdes, de moins de 4 mm de longueur, avec un petit hile médian.

Genre de 11 espèces, toutes endémiques de Madagascar, présentes dans les forêts et fourrés secs et décidus de l'ouest et du sud de l'île, la plus grande diversité se rencontrant dans le domaine phytogéographique du Sud.

Clé des espèces

1. Feuilles à (5-)7-11(-15) folioles.
   2. Pétioles et rachis larges, aplatis en phyllodes, constrictés au niveau de l'insertion des paires de folioles ; folioles opposées ou sub-opposées ; feuilles blanchâtres, couvertes d'un dense indumentum strigueux de poils blancs au moins à la face inférieure ; arbuste avec une apparence blanc-argenté caractéristique .... 4. *V. humbertiana*
   2'. Pétioles et rachis fins et sub-cylindriques ; folioles alternes à sub-opposées ; feuilles finement pubescentes ; arbres ou arbustes ne présentant pas les caractères précédents...... 3. *V. cloiselii*

1'. Feuilles à 1-5 folioles ou réduites à des phyllodes sans folioles.
   3. Jeunes rameaux généralement aplatis et transformés en cladodes de 1,5-3(5) mm de large ; calice asymétrique avec les 5 dents regroupées sous la base de la carène et un grand espace entre les deux dents supérieures .... 1. *V. pseudocompressa*
   3'. Jeunes rameaux cylindriques ou légèrement aplatis mais non transformés en cladodes ; calice symétrique avec les 5 dents non regroupées sous la carène et les deux dents supérieures proche l'une de l'autre.
      4. Corolle symétrique, la carène et les ailes droites, le tube staminal droit et dirigé vers l'avant ; dents du calice longues et fines, aussi longues ou plus longues que la partie soudée ; calice long de 4-7 mm .... 2. *V. longidentata*
      4'. Corolle asymétrique et paraissant tordue, la carène tordue d'un côté et enroulée en spirale en face de l'étendard, une aile suivant la torsion de la carène et restant appliquée contre celle-ci et l'autre s'en éloignant ; tube staminal enroulé comme la carène ; dents du calice aussi longues ou plus courtes que la partie soudée ; calice long de (1-)2-4 mm.
         5. Folioles avec 10-20 (ou plus) paires de nervures secondaires très rapprochées et bien marquées ; folioles surtout glabres, généralement très discolores en herbier, la face supérieure brunâtre avec des nervures blanches ; feuilles unifoliolées avec un pétiole étroitement à largement ailé, souvent spatulé ; jeunes pousses robustes, épaisses et sub-glabres .... 9. *V. dionaeifolia*
         5'. Folioles avec 3-9 paires de nervures secondaires espacées et généralement peu marquées ; folioles pubescentes avec des poils épars ou denses, blancs et/ou bruns, non discolores en herbier comme ci-dessus ; feuilles variables, plurifoliolées, unifoliolées, ou folioles absentes ; pétiole cylindrique ou transformé en phyllode ; jeunes pousses habituellement fines, pubescentes.

6. Fleurs longues de 10-15mm (de la base du calice au point le plus éloigné de la carène ou des ailes) ; feuilles généralement unifoliolées, avec un pétiole court, aplati et étroitement ailé et une foliole obovée-triangulaire avec un apex tronqué et émarginé .... 8. *V. mahafalensis*

6′. Fleurs plus petites, longues de 4-10 mm ; feuilles non comme ci-dessus.

7. Pétiole étroit, sub-cylindrique ; feuilles unifoliolées, foliole grande, large de 6-68 mm, à nervures secondaires saillantes et visibles au moins à la face inférieure.

8. Pétiole long de (3-)10-22 mm ; foliole soit acuminée au sommet soit avec une large et profonde échancrure apicale et même parfois divisée en deux lobes divergents, large de 12-68mm .... 10. *V. perrieri*

8′. Pétiole long de 2-3 mm ; foliole oblongue, obtuse à arrondie au sommet, large de 6-8 mm .... 11. *V. xerophila*

7′. Pétiole aplati et transformé en phyllode ; feuilles variables, uni- jusqu'à pentafoliolées ou sans folioles (le phyllode pétiolaire peut parfois ressembler à une feuille unifoliolée), les folioles (si elles sont présentes) larges de 1-4(-7) mm à nervures secondaires peu visibles et non saillantes.

9. Stipules soudées à la base uniquement, avec deux lobes divergents triangulaires ; racème habituellement réduit à un fascicule sessile de 1-3 fleurs, parfois avec un axe jusqu'à 10 mm de long ; calice (et axe du racème quand il est présent) portant une pubescence de poils blancs ; phyllodes obovés à oblongs, habituellement courts (6-15(-30) mm), apparaissant en fascicules de 2-5 sur de courts brachyblastes latéraux (folioles absentes).................. 7. *V. cerighellii*

9′. Stipules soudées jusqu'au sommet ou avec des sommets libres qui ne dépassent pas le tiers de la longueur totale ; racème avec un axe bien développé, habituellement long de 10-40 mm ; calice et axe du racème avec une pubescence de poils blancs et bruns en mélange ; phyllodes généralement longs et étroits ou folioles présentes.

10. Racèmes lâches, avec un axe mince, pauciflores (généralement jusqu'à 5 fleurs), courts (axe long de 1-18 mm), non fortement anguleux ou profondément striés ; feuilles généralement tri ou pentafoliolées, les phyllodes fortement constrictés au niveau de l'insertion des paires de folioles, parfois unifoliolées et le phyllode non constricté .... 5. *V. interrupta*

10′. Racèmes denses avec un axe robuste et un plus grand nombre de fleurs (généralement plus de 5), les cicatrices serrées des fleurs tombées donnant à l'axe du racème un aspect anguleux et profondément strié, (5-)10-40 mm de long ; feuilles réduites à un pétiole transformé en phyllode qui n'est jamais constricté, foliole terminale absente ou précocement caduque..... .... 6. *V. depauperata*

1. **Vaughania pseudocompressa** Du Puy, Labat & Schrire, *sp. nov.*

Fruticulus ramosissimus ramulis juvenilibus pluremque applanatis in phyllocladia transitis, calyx asymmetricus, omnibus 5 dentibus infra basim carinae approximatis, distantia dentes duos superiores.

Type : *Service Forestier de Madagascar, 20260 SF, Capuron*, SW de Madagascar, Plateau calcaire à l'E du Lac de Tsimanampetsotsa, sur la limite N de la Réserve Naturelle X, 12.4.1961, fl., fr. (holo-, P ; iso-, K, MO, NY, P, PRE, TEF, WAG).

Petit arbuste très ramifié, de 30 à 200 cm de haut, à feuilles caduques ou aphylle ; jeunes rameaux généralement aplatis en cladodes, de 1,5-3(-5) mm de large, coriaces, denticulés sur les bords avec un bourgeon au fond de chaque sinus, vert grisâtre, couverts d'une pubescence dense, strigueuse, blanche ; vieux rameaux jaunâtres ou grisâtres, cylindriques, sub-glabres ; brachyblastes absents. Stipules soudées seulement à la base, triangulaires, longues de 1 mm, à sommet aigu, avec quelques poils bruns sur les marges. Feuilles unifoliolées, rapidement caduques, parfois absentes, très variables, parfois subsessiles sur un pulvinus de moins de 1 mm de long, parfois foliole très réduite ou absente et feuille réduite à un pétiole sub-cylindrique,

jusqu'à 20 mm de long, strigueux, vert. Foliole très variable, de oblong-obovée à largement elliptique, 2-17 × 1,5-6 mm, arrondie à obtuse et mucronée au sommet, obtuse à la base, strigueuse sur les deux faces, mais poils plus denses à la face inférieure, vert grisâtre dessus, grisâtre dessous, nervation réduite à la nervure centrale parfois saillante dessous et peu visible dessus.

Racèmes courts, longs de 2-13 mm, sessiles ; axe épais, sinueux, blanc strigueux, 2-8(13)-flores, issus des bourgeons situés sur le bord des cladodes ; bractée persistante, cachant le pédicelle court, ovale-cupuliforme, longue de 1 mm, strigueuse, avec une marge scarieuse pourvue de quelques poils bruns courts. Fleurs longues de 6-9 mm, rose violacé pâle, l'étendard avec une tâche blanche à la base. Calice de 2-2,5 mm de long, asymétrique, avec les 5 dents regroupées sous la base de la carène, et un grand espace entre les deux dents supérieures, dents étroitement triangulaires et beaucoup plus courtes que le tube, l'ensemble densément strigueux, poils blanchâtres à la base devenant bruns au sommet. Corolle symétrique, la carène, les ailes et les étamines droites et non spiralées.

Gousses linéaires subcylindriques, de 20-30 mm de long, strigueuses, grisâtres. Graines généralement au nombre de 3, ellipsoïdes, 3 × 1,7 mm, brun rougeâtre. — Fig. 1.

Répartition (Fig. 2) et écologie : SW de Madagascar, de Tuléar jusqu'au bassin du Mandrare et la parcelle n° 2 de la Réserve d'Andohahela, surtout sur le plateau Mahafaly ; bush xérophile sur plateaux calcaires, gneiss ou sables dunaires, le plus souvent sur des sols squelettiques, entre 0 et 200 m d'altitude. Floraison de septembre à avril, le plus souvent très peu abondante.

Nom vernaculaire et utilisation : Anjola. Cette espèce constitue un fourrage apprécié par les bovins et les ovins.

Cette espèce présente une extraordinaire convergence végétative avec *Indigofera compressa* Lam. En effet ces deux plantes présentent le même aspect général : arbustes très ramifiés aux jeunes rameaux transformés en cladodes. Cependant *V. pseudocompressa* diffère de *I. compressa* par ses feuilles unifoliolées quand elles sont présentes, ses inflorescences, son calice asymétrique, ses fleurs relativement grandes et ses fruits caractéristiques du genre. Les corolles, comme chez *V. longidentata*, ne sont pas asymétriques, mais les anthères sont plumeuses, les étamines légèrement courbes après la chute des pétales et la partie libre des filets est plus longue que dans le genre *Indigofera*.

Matériel étudié. — Madagascar : *Bosser 14154*, bush à *Alluaudia*, Ampotaka (sur le Menarandra), 3.1960, fl. (P) ; *19146*, plateau calcaire, Lavamono (Sud), 3.1964, fl. (P) ; *Cours 5247*, poste de Beloha, canton de Tranovao, district d'Ambovombe, Plateau de Karimbola, alt. env. 120 m, 23.9.1958, fl., j.fr. (P) ; *Decary 9086*, sur gneiss, Behara à l'E d'Ambovombe, 1.8.1931, st. (P) ; *9475*, sur terrain cristallin, Behara à l'E d'Ambovombe, 3.12.1931, st. (K, P) ; *9896*, calcaires cipolins, entre Behara et Tranomaro, 8.6.1932, bt. (P) ; *16117*, dunes fixées, Anakao, district de Betioky, 29.10.1940, fl. (K, P) ; *Dequaire 27330*, Tuléar, 1952-1955, fl. (P) ; *Du Puy & Du Puy M396*, dry spiny shrubland with *Decarya madagascariensis, Alluaudia comosa, A. dumosa, Euphorbia stenoclada* and other terete Euphorbias, on sandy soil, 25 km E of Amboasary, 50 km W of Tolanaro (Fort-Dauphin), 25°05'S, 45°35'E, ca. 180 m alt., 3.12.1989, fl., fr. (K, MO, P, TAN) ; *Du Puy, Du Puy & Labat M442*, in somewhat grazed low woodland-shrubland to ca.
5 m tall, on clayey soil over limestone, with Euphorbias, ca. 40 km SW of Ampanihy, road to Androka, Mahafaly Plateau, 24°54'S, 44°24'E, ca. 220 m alt., 6.2.1990, fr. (K, P, TAN) ; *Keraudren 932*, piste



Fig. 1. — **Vaughania xerophila** : **1**, rameau feuillé ; **2**, feuille ; **3**, gousse ; **4**, graine (*Perrier de la Bâthie 4373*, isotype, P). — **V. pseudocompressa** : **5**, rameau florifère ; **6**, fleur ; **7**, étendard ; **8**, **9**, ailes ; **10**, carène ; **11**, androcée et calice ; **12**, étamine (*Dequaire 27330*, P) ; **13**, rameau feuillé (*Service Forestier de Madagascar (Capuron), SF 20260*, holotype, P).

Beloha à Ampotaka, 3.1960, fl. (P) ; *Leandri 4471*, chemin de Tranoroa à Beloha, 30.11.1960, fl. (P) ; *Peltier & Peltier 5479*, La Table, Tuléar, 14.4.1965, fl. (P) ; *Perrier de la Bâthie 19115*, Manampetsa (SW), calcaires, 4.1933, fl., fr. (P) ; *Phillipson & Milijaona 3599*, between Ambovombe and Tsiombe, on Route Nationale 10, 12 km E of Tsiombe, along low calcareous outcrop S of road, Province of Toliara, 25°17'S, 45°35'E, 100 m alt., 22.2.1990, fl. (MO, P, TAN) ; *Service Forestier de Madagascar, 20260 SF, Capuron*, type (K, MO, NY, P, PRE, TEF, WAG).

2. **Vaughania longidentata** Du Puy, Labat & Schrire, *sp. nov.*

Differt corolla symmetrica carina recta, calyce grandi 4-7 mm longo, dentibus calycis longis et tenuibus, tubo equilongis vel longiosibus.

TYPE : *Du Puy & Du Puy M397*, S Madagascar, dry, spiny shrubland with *Decarya madagascariensis, Alluaudia comosa, A. dumosa, Euphorbia stenoclada* and other terete Euphorbias, on sandy lateritic soil, 25 km E of Amboasary, 50 km W of Tolanaro (Fort-Dauphin), 25°01'S, 46°35'E, ca. 180 m alt., 3.12.1989, fl., fr. (holo-, K ; iso-, MO, P, TAN).

Arbuste bas, étalé à sub-érigé, de 0,3 à 1m de hauteur, à feuilles caduques ; jeunes pousses généralement aplaties, couvertes de poils strigueux assez longs, blanchâtres ; vieux rameaux avec une ramification en éventail souvent caractéristique, brun ± rougeâtre, à écorce lisse légèrement fissurée ou striée longitudinalement et lenticellée ; brachyblastes souvent présents. Stipules soudées jusqu'au sommet en une pièce triangulaire de 1,5-4,5 mm de long, strigueuse, rigide, à sommet le plus souvent profondément échancré et marges scarieuses. Feuilles rarement trifoliolées, dans ce cas les folioles latérales caduques très tôt, obovées, petites, ca. 2 × 1,5 mm, et stipellées, le plus souvent unifoliolées, avec deux stipelles aciculaires de moins de 1 mm de long souvent visibles au sommet du pétiole ; pétiole ailé, parfois très étroitement, court (1-6 mm), strigueux. Foliole terminale obovale à largement triangulaire ou deltoïde, 3-10 × 2-13 mm, arrondie à échancrée au sommet et obtuse à la base, couverte de poils strigueux courts, généralement blancs, parfois bruns, pubescence plus dense à la face inférieure, verte à vert grisâtre dessus, glauque dessous, nervures secondaires peu visibles sur les deux faces.

Racèmes longs de 8-15 mm, sessiles, assez denses ; axe strigueux présentant une forme générale en zig-zag après la chute des fleurs due aux fortes cicatrices protubérantes des pédicelles et de la base des bractées ; bractées ovales cupuliformes, longues de 2-5 mm, acuminées, caduques relativement tôt. Fleurs longues de 6-8 mm, mauves à pourpres, étendard avec une tâche blanche basale. Calice long de 4-7 mm, couvert de poils strigueux blancs et bruns, vert tacheté de rougeâtre, avec 5 dents étroitement triangulaires à aciculaires, plus longues que le tube, rarement seulement aussi longues. Corolle symétrique ; carène, ailes et étamines droites et non enroulées ; étendard avec des poils strigueux blancs et bruns en mélange.

Gousses linéaires cylindriques ou légèrement aplaties latéralement, de 14-27 mm de long, brun rougeâtre, strigueuses. Graines 3-5 par gousse, ellipsoïdes, ca. 1,5 mm de longueur, grisâtres à brun noirâtre. — Fig. 3.

RÉPARTITION (Fig. 2) ET ÉCOLOGIE : S de Madagascar, espèce endémique du bassin inférieur de la Mananara et du Mandrare, dans la parcelle n° 2 de la R.N. XI d'Andohahela

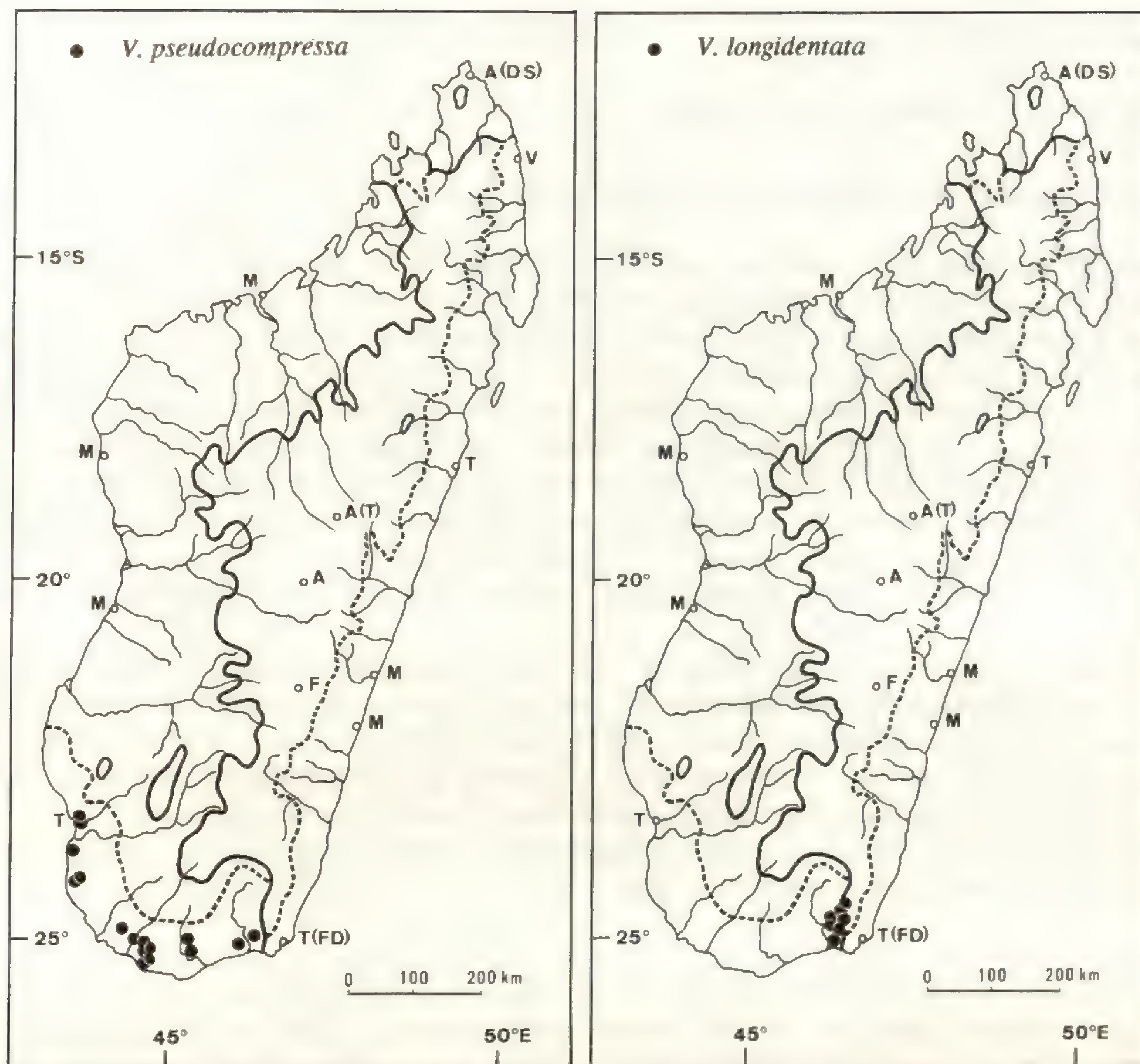


Fig. 2. — Répartition de **Vaughania pseudocompressa** et **V. longidentata**.

et ses abords immédiats ; bush xérophile, le plus souvent dominé par des Didiéréacées et des Euphorbes succulentes, sur les plateaux calcaires entre 180 et 400 m d'altitude. Floraison de décembre à juillet.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Du Puy & Du Puy M145*, small path through tall *Alluaudia procera* forest, amongst Commelinas, mosses and grasses on thin quartzy soil, Andohahela, Réserve Naturelle n° 11, Parcelle 2, northern end, 300 m alt., 6.2.1989, fl. (K, MO, P, TAN) ; *M397*, type (K, MO, P, TAN) ; *Humbert 14167*, bush xérophile, bassin de réception de la Mananara, affluent du Mandrare, Col d'Ambato et pentes orientales du Vohipaly, vers 400 m alt., 2.1934, fl. (P) ; *Phillipson 2943*, Réserve d'Andohahela, Parcelle 2, SE of Hazofotsy, 24°51'S, 46°33'E, 200 m alt., 21.12.1988, fl., fr. (MO, P, TAN) ; *Réserves Naturelles de Madagascar 7452 RN, Rakotosori*, Talakifeno, Behara, Fort-Dauphin, 4.5.1955, fl. (K, P, TEF) ; *Schatz 1273*, spiny desert with *Alluaudia-Euphorbia*, Eastern edge of Parcel 2 of Réserve n° 11 (Andohahela) near Ambatombo, a village at end of road 51 km NE of Amboasary, 24°50'S, 46°40'E, 18.3.1987, fl., j.fr. (BR, K, MO, P, TAN) ; *Service Forestier de Madagascar 9226 SF, Capuron*, bush aux environs d'Imonty (Réserve Naturelle n° 11), 7.1954, fl. (K, MO, P, TEF).

3. **Vaughania cloiselii** (Drake) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera cloiselii* DRAKE *in* GRANDIDIER, Hist. Phys. Nat. Pol. Madagascar, Plantes, Texte 1 : 146 (1903).

TYPE : *Cloisel 54*, SE de Madagascar, Fort-Dauphin, fl. (holo-, P).

Arbuste multicaule et touffu ou petit arbre caducifolié atteignant 10 m de hauteur et 10 cm de DBH ; jeunes pousses lisses et couvertes d'une fine pubescence strigueuse blanche ; vieux rameaux habituellement noirâtres et fissurés longitudinalement. Stipules persistantes, soudées à la base et terminées par deux pointes triangulaires de 1-2 mm de long. Feuilles à 7-11(-15) folioles alternes à sub-opposées ; rachis cannelé ou aplati à la face supérieure, non ailé, couvert de poils strigueux fins, courts, apprimés et blancs. Folioles généralement elliptiques, parfois obovées-elliptiques, de (15-)20-40 × 8-14(-20) mm (la taille des folioles augmentant régulièrement de la base au sommet de la feuille), aiguës à obtuses ou arrondies, rarement échancrées et mucronées au sommet, obtuses à aiguës à la base, couvertes d'une pubescence strigueuse fine et courte sur les deux faces, généralement glauques dessous, à 7-9 paires de nervures secondaires.

Racèmes denses, très fleuris, longs de 20-60 mm ; axe épais, couvert d'une pubescence velue brune ; pédoncule court, moins de 10 mm de longueur. Bractées ovales cupuliformes. Fleurs petites, longues de 4-8 mm, roses, rouge violacé, violettes ou mauves. Calice long d'env. 2 mm, velu surtout à la base, souvent brunâtre, à 5 dents triangulaires à peu près aussi longues que le tube. Corolle asymétrique. Etamines blanches. Ovaire et style pourpres.

Gousses linéaires subcylindriques à légèrement aplaties latéralement, longues de 28-42 mm, noires, finement strigueuses. — Fig. 3.

RÉPARTITION (Fig. 4) ET ÉCOLOGIE : SW de l'Ile, aux alentours de Fort-Dauphin et de Tuléar, dans le domaine aride du Sud-Ouest mais apparemment absente sur le plateau Mahafaly ; présente également sur les marges méridionales du domaine phytogéographique Occidental. Cette espèce a été récoltée dans les forêts caducifoliées du sud et surtout dans le bush xérophile à Didiéréacées et Euphorbes du Sud-Ouest, sur sols latéritiques sur roches mères granitiques, gneissiques, basaltiques ou métamorphiques ; elle est souvent signalée sur les bords des cours d'eau et des torrents, entre 150 et 900 m d'altitude. Floraisons surtout de septembre à février, parfois observées dès juillet et jusqu'en avril.

NOMS VERNACULAIRES ET UTILISATIONS : Azombonatango, Hazombatango, Hazomboatango, Hazomby. Le bois est utilisé pour la construction des habitations.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ SÉLECTIONNÉ. — MADAGASCAR : *Chauvet 335*, gorges du Fiherehana, 12.8.1962, fl. (BR, K, L, MO, NY, P, PRE, TEF, WAG) ; *Cloisel 54*, type (P) ; *Phillipson, Du Puy & Labat 3484*, Prov. of Tuléar, between Andranovory and Tongobory, top of escarpment above Vatolatska, 23°18'S, 44°17'E, 400 m alt., 12.2.1990, fl. (K, MO, P, TAN) ; *Phillipson & Milijanoa 3512*, Province de Taliara, réserve d'Andohahela, 100 m, 17.2.1990, fl. (MO, P, TAN) ; *Peltier & Peltier 3414*, km 56 route Tuléar-Sakaraha, 15.9.1961, fr. (P) ; *Service Forestier de Madagascar 8504, Capuron*, bord d'un cours d'eau aux environs de Ranopiso, route Ambovombe-Fort-Dauphin, 23.9.1953, fl. (K, P, TEF).



Fig. 3. — **Vaughania longidentata** : **1**, rameau feuillé ; **2**, feuille et extrémité de rameau ; **3**, fleur ; **4**, calice ; **5**, carène ; **6**, androcée ; **7**, graine (*Du Puy et al. M397*, holotype). — **V. humbertiana** : **8**, rameau fructifère (*Peltier & Peltier 5831*) ; **9**, rameau fleuri ; **10**, fleur ; **11**, calice ; **12**, carène ; **13**, androcée ; **14** étamine (*Montagnac 12*). — **V. cloiselii** : **15**, rameau fleuri ; **16**, détail inflorescence ; **17**, fleur ; **18**, calice ; **19**, carène ; **20**, androcée (*Phillipson & Milijanoa 3512*).

4. **Vaughania humbertiana** (M. Peltier) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera humbertiana* M. Peltier, Adansonia, sér. 2, 5 : 429 (1965).

Type : *Peltier & Peltier 4946*, SW de Madagascar, La Table, Tuléar, 26.2.1964, fr. (holo-, P).

Arbustes multicaules à feuilles caduques, atteignant 80 cm de hauteur, à aspect blanc argenté caractéristique ; rameaux souvent décombants ou étalés sur le sol ; jeunes pousses couvertes d'une pubescence blanche, strigueuse et dense ; vieux rameaux habituellement grisâtres ou noirâtres, glabrescents, avec une écorce finement fissurée longitudinalement ; brachyblastes généralement présents. Stipules soudées en une pièce subcirculaire acuminée parfois légèrement échancrée au sommet, coriaces et persistantes. Feuilles longues de 2-9 cm, plus grandes sur les rameaux longs que sur les brachyblastes, avec (5-)7-9(-11) folioles opposées ou sub-opposées ; rachis et pétioles ailés, parfois jusqu'à 6 mm de largeur, les ailes étant interrompues au niveau de l'insertion des folioles, couverts d'une dense pubescence strigueuse blanche. Folioles elliptiques à obovées, 4-14(-20) × 3-5(-10) mm, aiguës à obtuses et mucronées au sommet, base généralement aiguë, couvertes sur les deux faces d'une pubescence strigueuse dense, courte et blanche, généralement uniforme, rarement moins dense dessus.

Racèmes longs de 10-30 mm, portant jusqu'à 10 fleurs ; axe blanchâtre strigueux ; pédoncule court, 3-6 mm de longueur. Bractée ovale, 1-2 mm de longueur, strigueuse, caduque très tôt. Fleurs petites, 5-7 mm de longueur, mauves. Calice de 3-5 mm de longueur, strigueux, à 5 dents subulées légèrement plus longues que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses de 23-50 mm de longueur, linéaires subcylindriques, légèrement strigueuses. Graines 5-8 par gousse, ellipsoïdes, env. 3 mm de longueur, rougeâtres ou vert olive tachetées de noir. — Fig. 3.

Répartition (Fig. 4) et écologie : SW de l'île, endémique de la région de Tuléar. Tous les spécimens ont été récoltés dans le bush xérophile à Euphorbes du Sud-Ouest, sur la table calcaire de Tuléar. Individus souvent isolés. Espèce colonisatrice des éboulis d'érosion vers 50-100 m d'altitude. Floraison de février à avril.

Matériel étudié sélectionné. — Madagascar : *Dequaire 27579*, plaine près de La Table, Tuléar, 1952-1955, fl., fr. (K, P) ; *Labat, Du Puy & Phillipson 2062*, fourré bas épineux sur plateau calcaire, prov. de Tuléar, Route Nationale 7, 18 km au S de Tuléar, bordure W de La Table, 23°23'S, 43°48'E, 70-100 m alt., 3.2.1990, fr. (K, MO, P, TAN) ; *Peltier & Peltier 4946*, type (P) ; *5478*, La Table, Tuléar, 14.4.1965, fr. (K, MO, NY, P, WAG) ; *5831*, Plateau calcaire de Tuléar, vers St. Augustin, 31.3.1966, fr. (P).

5. **Vaughania interrupta** Du Puy, Labat & Schrire, *sp. nov.*

A V. depauperata (Drake) Du Puy, Labat & Schrire *differt racemis laxifloris, tenuibus, paucifloris plerumque brevioribus, 1-18 mm longis et foliis vulgo 3- vel 5- foliolatis phyllodio constricto loco insertionis parium foliolorum.*

Type : *Du Puy & Du Puy M394*, S de Madagascar, spiny bushland, dense, with *Alluaudia dumosa* and *A. procera*, on white sand, ca. 5 km N of Beloha, Route Nationale 10, 25°08'S, 45°06'E, ca. 120 m alt., 1.12.1989, fl., fr. (holo-, K ; iso-, MO, P, TAN).

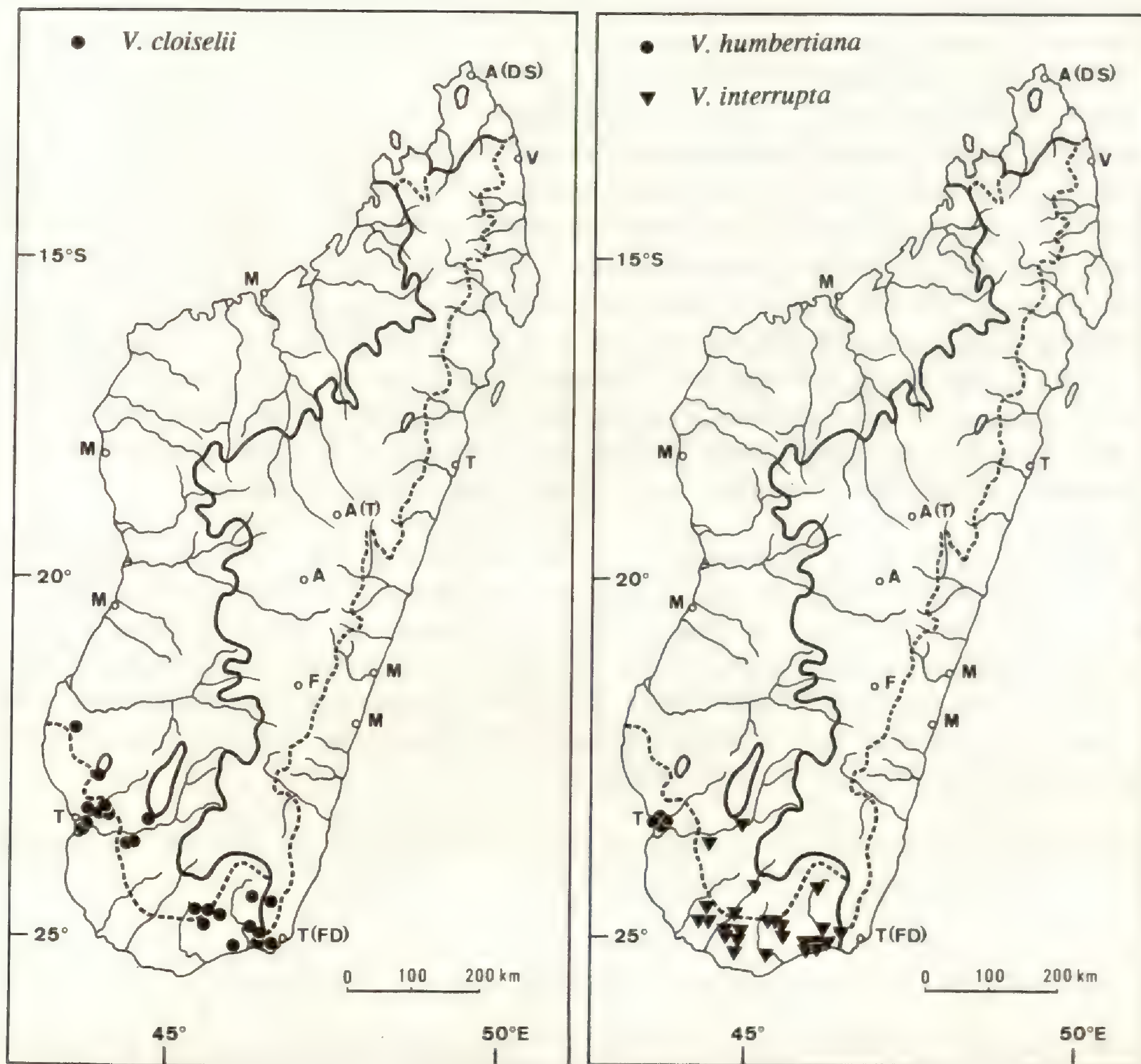


Fig. 4. — Répartition de **Vaughania cloiselii**, **V. humbertiana** et **V. interrupta**.

Arbustes buissonnants à érigés, atteignant 3,5 m de hauteur et 10 cm de DBH, à feuilles généralement caduques, au moins les folioles, les phyllodes pouvant persister tout au long de l'année ; jeunes pousses grisâtres à brun grisâtre, strigueuses ; vieux rameaux glabres, à écorce lisse et légèrement fissurée ou striée longitudinalement et souvent lenticellée ; brachyblastes habituellement présents. Stipules soudées jusqu'au sommet en une pièce triangulaire de 2-3 mm de longueur, strigueuses, obtuses au sommet ou parfois légèrement échancrées et terminées par deux petites pointes. Feuilles très variables pour un même individu et d'un individu à l'autre, le plus souvent 3-5-foliolées ; folioles opposées ou subopposées, avec un rachis élargi présentant des constrictions au niveau de l'insertion des folioles donnant après la chute de ces dernières des phyllodes interrompus de (5-)10-40 × 1-2 mm ; parfois feuilles unifoliolées avec un pétiole élargi, la foliole terminale souvent précocement caduque, ou même avortée, donnant un phyllode linéaire à bords parallèles, généralement étroit, jusqu'à 70 × 3 mm. Folioles obovées,

largement triangulaires à subcirculaires, le terminal plus grand que les latéraux, 2-9 × 2-7 mm, sommet arrondi à tronqué, parfois émarginé, mucroné et base généralement obtuse, strigueuses (poils blancs) surtout dessous, généralement vert grisâtre à rougeâtre, glauques à la face inférieure ; nervures secondaires peu nombreuses, presque toujours très peu visibles sur les deux faces, même à la loupe ; stipelles habituellement présentes, parfois réduites à une touffe de poils.

Racèmes pauciflores avec 1-5(-8) fleurs, assez courts et lâches, longs de 1-18 mm, généralement sessiles ; axe à pubescence strigueuse composée le plus souvent d'une majorité de poils blancs et de très peu de poils bruns ; bractée ovale, longue de 1,5-3 mm, aiguë au sommet, strigueuse, caduque très tôt. Fleurs longues de 6-9 mm, roses, mauves à violet vif, l'étendard avec une très petite tâche blanchâtre basale. Calice de 2-3 mm de long, vert à rougeâtre, couvert de poils blancs strigueux en mélange avec très peu de poils bruns, avec 5 dents aciculaires à étroitement triangulaires généralement plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses linéaires, subcylindriques, longues de 20-30(-50) mm, brun rougeâtre à presque noires, finement strigueuses. Graines 6-8 par gousse, ellipsoïdes. — Fig. 5.

Répartition (Fig. 4) et écologie : SW de Madagascar, de l'Onilahy jusqu'à Fort-Dauphin, dans le domaine du Sud et la bordure méridionale du domaine de l'Ouest. Les spécimens proviennent du bush xérophile, où cette espèce est parfois commune, et plus rarement de la forêt sèche ; on la trouve sur différentes roches mères comme granit, schiste, basalte, sable ou calcaire, généralement entre 100 et 300 m d'altitude, rarement jusqu'à 600 m. Floraison surtout de juillet à janvier, mais également observée de février à juin. En fait, la floraison semble déclenchée par la moindre pluie.

Noms vernaculaires et utilisations : Avoha, Hozombatango. Cette espèce fournit des pieux pour la construction des habitations.

Viguier (*l.c.*) avait attribué le nom *Indigofera gorgoniceps* (*nomen nudum*) à quelques échantillons rapportés à cette espèce (voir remarque sous *V. depauperata*).

Matériel étudié. — Madagascar : *Bosser 10217*, Ambovombe (ferme vétérinaire), 10.1956, fr. (P) ; *14139*, bush xérophile sur sable, Beloha, SW, 3.1960, fl., fr. (P) ; *Decary 2667*, sables, Ambovombe, 28.4.1924, fl. (P) ; *2805*, endroits découverts, Ambovombe, 1.6.1924, fl. (P) ; *2926*, Ambararata, district d'Ambovombe, 6.8.1924, fl. (K, MO, P) ; *2943*, Antanimora, district d'Ambovombe, 6.8.1924, fl. (P) ; *2962*, sables et calcaires, Ambovombe, 14.8.1924, fl. (K, P) ; *3092*, terrain cristallin en forêt, Behara, district d'Ambovombe, 1.9.1924, fl. (P) ; *3332*, terrain cristallin, Antanimora, district d'Ambovombe, 29.10.1924, fl. (P) ; *4268*, sur basaltes, Antanimora, Province de Fort-Dauphin, 11.7.1926, fl. (P) ; *4301*, sur trachytes, Antanimora, Province de Fort-Dauphin, 11.7.1926, fl. (P) ; *8392*, Ambovombe, 15.1.1931, fl. (P) ; *8904*, sur les rhyolites, vallée de l'Ikonda au N d'Antanimora, 30.4.1931, fl. (P) ; *Dequaire 24123*, s. loc., s.d., fl. (P) ; *Dorr et al. 4070*, road from Beloha to Ampanihy, 5,3 km N of Beloha, Province of Tuléar, 25°10'S, 45°03'E, 25.3.1985, fl. (MO, P, TAN) ; *Du Puy & Du Puy M129*, in open, grazed, shrubby vegetation, co-dominant with *Chadsia*, near village of Antsifitsy, ca. 10 km S of Tranoroa, ca. 50 km E of Ampanihy, off Route Nationale 10, 275 m alt., 2.2.1989, fl. fr. (K, MO, P, TAN) ; *M394*, type (K, MO, P, TAN) ; *Humbert & Swingle 5561*, bush xérophile, environs d'Ampanihy (extrême Sud), 200-300 m alt., 30.8-7.9.1928, fl. (K, P) ; *Humbert 12483*, forêt sèche, vallée moyenne du Mandrare près d'Anadabolava, 200-250 m alt., 12.1933, fl. (P) ; *Humbert & Capuron 29424*, restes de forêts tropophiles sur schistes, de la vallée de la Sakamena à la vallée de la Sakoa (Bassin de l'Onilahy) à l'E de Betioky, vers 300 m alt., 16.3.1955, st. (P) ; *Keraudren 934*, piste de Beloha à Ampofaka (Basse Ménarandra), 3.1962, fl. (P) ; *Keraudren-Aymonin & Aymonin 24770*, entre Ampanihy et Ambovombe, Sud, 12.10.1970, fl., j.fr. (K, P) ; *Leandri 4156*, entre Tranoroa et Beloha, 200-500 m alt., 30.11.1960, fl. (P) ; *4160*, *ibid*, fl., j.fr. (P) ; *Peltier*



Fig. 5. — **Vaughania interrupta** : **1**, rameau feuillé ; **2**, feuille ; **3**, fleur ; **4**, calice ; **5**, carène ; **6**, androcée (*Du Puy et al. M394*, holotype). — **V. depauperata** : **7**, rameau fructifère ; (*Service Forestier 1642 SF*) ; **8**, rameau fleuri ; **9**, calice ; **10**, carène ; **11**, androcée (*Service Forestier 8275 SF*). — **V. cerighellii** : **12**, rameau feuillé ; **13**, feuilles et stipules (*Peltier & Peltier 2975*) ; **14**, rameau aphylle fleuri ; **15**, fleur (*Service Forestier 26756*).

& Peltier 1436, Sakoambe (district d'Ampanihy), 22.11.1959, fl. (K, MO, P, WAG) ; *1441*, Tranoroa (district d'Ambovombe), 22.11.1959, fl. (K, MO, P) ; *2583*, Tsihombe, 25.8.1960, fl. (K, P) ; *2626*, Bevilany (district d'Amboasary), 26.8.1960, fl. (K, MO, P, WAG) ; *2856*, Tranoroa, 15.2.1961, st. (K, P) ; *Perrier de la Bâthie 12709*, rocailles des torrents, environs de Benenitra (Onilahy), 600 m alt., 7.1919, st. (K, MO, P) ; *12751*, sables secs sur l'Onilahy, 7.1919, fl., fr. (K, P) ; *Phillipson, Labat & Du Puy 3427*, 15 km N of Ampanihy on Route Nationale 10, Province de Toliara, 24°36'S, 44°41'E, 250 m alt., 4.2.1990, fl. (K, MO, P, TAN) ; *Phillipson & Milijaona 3553*, SE corner of Andohahela, parcelle 2, 8 km N of Route Nationale 10, near Tsimelahy, Province de Toliara, 24°56'S, 46°38'E, 200 m alt., 19.2.1990, fl. (K, MO, P, TAN) ; *Réserves Naturelles de Madagascar 6752 RN, Rakotoson*, Behara, Androy, 12.10.1954, fl. (K, MO, P, TEF) ; *Service Forestier de Madagascar 100R226*, 1km à l'W du village d'Ankatsakantsa sur la berge de la Menarandra, canton et district de Bekily, 30.3.1954, st. (K, MO, P, TEF) ; *466 SF*, bush entre Beloha et Ampanihy, 19.2.1949, st. (P, TEF) ; *1642 SF* (P) ; *9225 SF, Capuron*, dans le bush aux environs d'Imonty (Réserve Naturelle n° 11), limite orientale, 7.1954, fl. (K, MO, P, TEF).

6. **Vaughania depauperata** (Drake) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera depauperata* Drake, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 5 : 40 (1903).

Type : *Grandidier s.n.*, Madagascar, 1898-1901, fl. (holo-, P).

Arbustes buissonnants atteignant 2-3 m de hauteur, ou arbres bas de 6 m de hauteur, rarement arbustes ligneux prostrés ; les folioles sont précocement caduques mais les phyllodes peuvent persister tout au long de l'année ; jeunes pousses strigueuses, blanchâtres ; vieux rameaux glabres, brun rougeâtre à grisâtres, avec une écorce lisse et légèrement fissurée ou striée longitudinalement et rarement lenticellée ; brachyblastes présents ou absents. Stipules soudées jusqu'au sommet en une pièce triangulaire longue de 1-2 mm, strigueuses, à sommet le plus souvent légèrement échancré. Feuille réduite à un pétiole ailé (phyllode) ne portant que très rarement une foliole terminale obovée d' env. 12 × 8 mm ; généralement seuls les phyllodes sont présents ; phyllodes rarement oblongs-obovés de 8-15 × 3-5 mm, le plus souvent linéaires avec les bords parallèles et continus, de (25-)50-170 × 1-3 mm, mucronés et parfois légèrement échancrés au sommet, vert grisâtre parfois blanchâtres, strigueux.

Racèmes longs de(5-)10-40 mm, subsessiles ; axe portant des poils strigueux bruns, épais, avec les fleurs très rapprochées qui laissent de fortes cicatrices protubérantes donnant au racème un aspect strié-anguleux. Bractée ovale cupuliforme, longue de 1-3 mm, assez rigide, pubescente, caduque relativement tôt. Fleurs longues de 7-10 mm, roses, mauves, violettes ou rouge violacé. Calice longue de 2,5-3,5 mm, couvert de poils strigueux blancs et bruns en mélange, avec 5 dents aciculaires à étroitement triangulaires, plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses de (15-)20-51 mm de longueur, linéaires subcylindriques, brun rougeâtre, strigueuses. Graines jusqu'à 12 par gousse, ellipsoïdes, longues de 2-3 mm, brun clair. — Fig. 5.

Répartition (Fig. 6) et écologie : SW de Madagascar, sur la frange littorale entre l'embouchure du Fiherenana et celle du Mandrare. Cette espèce a été trouvée dans le bush xérophile sur sables côtiers ; elle est fréquente sur les dunes littorales fixées, et a rarement été récolté sur les plateaux calcaires près des côtes, entre le niveau de la mer et 50, rarement 100 m d'altitude. Les floraisons sont abondantes d'août à octobre mais des individus de cette espèce fleurissent tout au long de l'année, floraisons déclenchées par la moindre pluie.

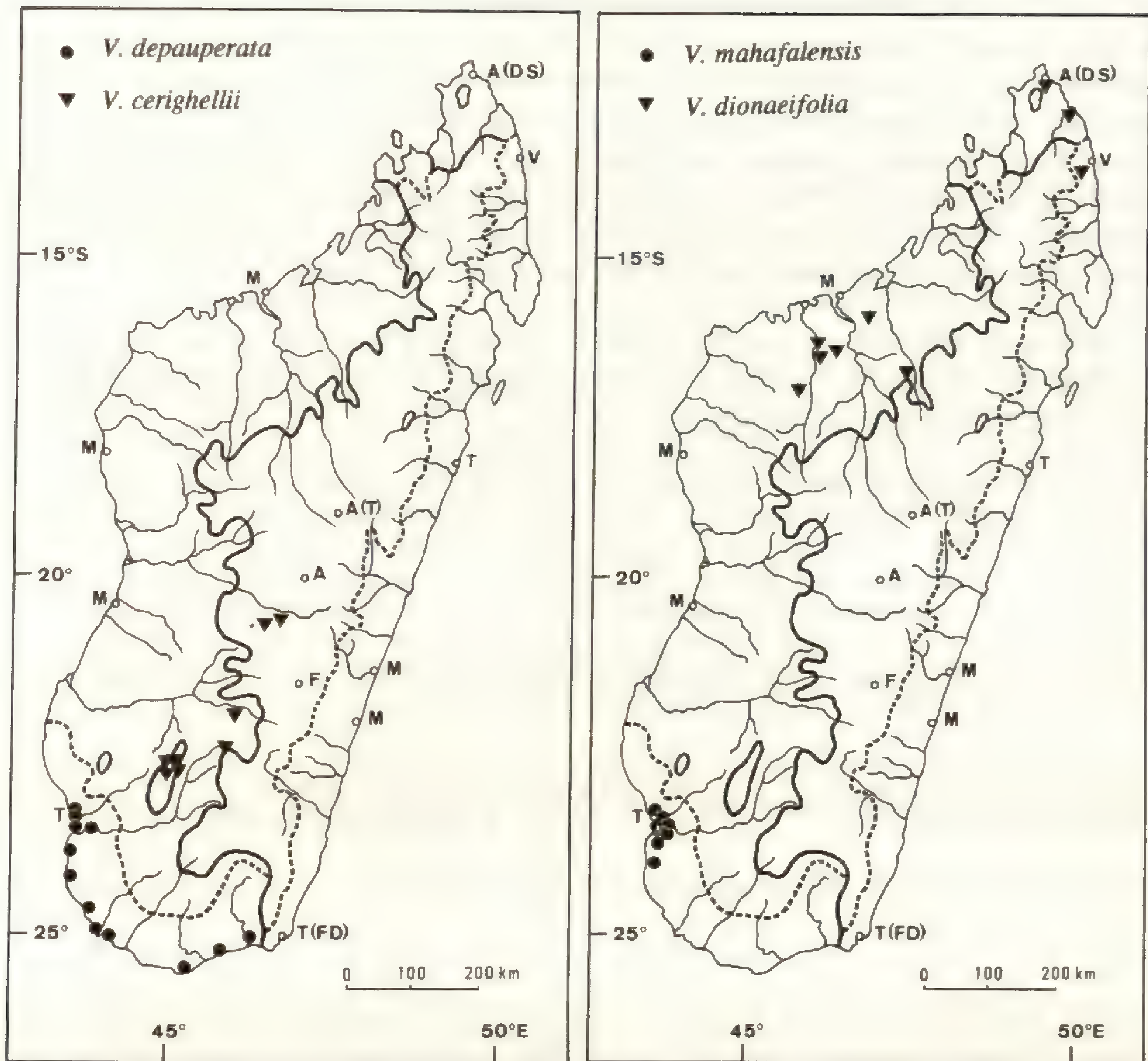


Fig. 6. — Répartition de **Vaughania depauperata**, **V. cerighellii**, **V. mahafalensis** et **V. dionaeifolia**.

NOMS VERNACULAIRES : Fafalahy, Hozomby.

Nous n'avons pas trouvé d'échantillon portant une indication manuscrite de DRAKE qui aurait permis d'authentifier avec certitude le type de cette espèce. Mais, vers 1920, P. DANGUY avait annoté un échantillon de GRANDIDIER (sans numéro et sans localisation précise, comme celui cité par DRAKE) qu'il présumait être le type d'*Indigofera depauperata* Drake, ce qui nous semble exact. En effet, même si la diagnose est une description sommaire et approximative, elle correspond bien à cet échantillon. Cependant, un fruit isolé est présent dans une pochette collée récemment sur la part d'herbier, mais aucun n'est resté attaché sur l'échantillon. Il s'agit probablement d'une contamination provenant d'un autre échantillon, DRAKE ne décrivant pas de fruit dans la diagnose.

Le type de GRANDIDIER est peu représentatif de l'ensemble de l'espèce et semble correspondre à une forme au port prostré, que l'on rencontre au Cap Ste Marie, pour laquelle les phyllodes sont oblong-obovés et courts. Par contre l'inflorescence, parfois très réduite, est identique aux autres échantillons que nous avons étudiés. Les organes foliaires étant très variables dans cette espèce, comme dans d'autres du même genre, nous préférons considérer qu'il ne s'agit que d'un seul taxon surtout que les conditions écologiques (en particulier microclimatiques) si particulières qui règnent au Cap Ste Marie sont souvent responsables d'adaptations végétatives extrêmes des plantes qui s'y développent.

De nombreux échantillons portent le nom d'*Indigofera gorgoniceps* R. Vig., un *nomen nudum*, jamais publié, que R. VIGUIER à également utilisé pour des échantillons que nous avons déterminés comme *Indigofera interrupta*.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ SÉLECTIONNÉ. — MADAGASCAR : *Chauvet 109*, terrain d'aviation de Tuléar, 8.1961, fl. (K, MO, NY, P, PRE, TEF) ; *Decary 16055*, dunes fixées, Réserve Naturelle du Lac Tsimanampetsotsa, 24.10.1940, fl. (K, MO, NY, P, WAG) ; *Grandidier s.n.*, type (P) ; *Humbert & Swingle 5626*, environs d'Ambovombe (extrême Sud), 9.9.1928, fl. (P) ; *Humbert & Capuron 29515*, bush xérophile, côtes et plateaux calcaires à l'estuaire de l'Onilahy (côté Sud), 1-150 m alt., 20-21.3.1955, fl. (BR, K, L, MO, NY, P, PRE, WAG) ; *Peltier, Peltier & Montagnac 3128*, lac Tsimanampetsotsa, 15-17.4.1961, fl., fr. (K, P) ; *Service forestier de Madagascar 8275*, Kilivoy, Androka Ampanihy, 1.9.1953, fl. (K, MO, P, TEF, WAG).

7. **Vaughania cerighellii** (M. Peltier) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera cerighellii* M. PELTIER, Adansonia, sér. 2, 5 : 428 (1965).

TYPE : *Peltier & Peltier 3006*, Centre Sud de Madagascar, Isalo, 22.2.1961, fl. (holo-, P).

Arbuste multicaule à feuilles caduques, haut de 0,5-1,5 m ; jeunes pousses couvertes d'une pubescence strigueuse blanche parfois très dense ; vieux rameaux à ramification souvent caractéristique en éventail, grisâtres à noirâtres, glabres, avec une écorce lenticellée et fissurée longitudinalement ; brachyblastes assez courts parfois présents. Stipules soudées seulement à la base et terminées par deux pointes triangulaires longues de 2-3 mm, persistantes et coriaces. Feuilles réduites à des pétioles transformés en phyllodes qui ne portent généralement aucune foliole et paraissent fasciculés par 2 à 5 sur de petits brachyblastes latéraux ; phyllodes oblongs à obovés, de 6-15(-30) × 2-4(-7) mm, obtus à arrondis parfois légèrement échancrés au sommet, mucronés, base atténuée, vert grisâtre, portant des poils strigueux blanchâtres et bruns, surtout sur les jeunes phyllodes.

Racèmes pauciflores, le plus souvent réduits à 1-3 fleurs axillaires paraissant fasciculées, atteignant parfois jusqu'à 1 cm de longueur ; axe portant une pubescence strigueuse blanchâtre dense. Bractée ovale, longue d'env. 2 mm, pubescente, caduque très tôt. Fleurs petites, longues de 6-7 mm, rouges à rouge violacé. Calice long de 2-3 mm, densément strigueux, blanchâtre, à 5 dents étroitement triangulaires, généralement plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses linéaires subcylindriques à légèrement aplaties latéralement, d' env. 20 mm de long, brunes, strigueuses. Graines 6-8 par gousse, ellipsoïdes. — Fig. 5.

Répartition (Fig. 6) et écologie : Du Centre et Centre Sud de Madagascar, cette espèce est fréquente dans le Massif de l'Isalo, et paraît plus rare sur les Hauts-Plateaux et ses marges occidentales, au sud d'Antsirabé. On la trouve dans les savanes et forêts du Centre sur grès et granit, entre 800 et 1200 m d'altitude. Floraison de février à octobre.

Dans la diagnose de cette espèce, Peltier décrit des feuilles unifoliolées. Cependant, nous avons pu observer sur de très jeunes feuilles 3 minuscules folioles. Ces dernières ne se développent pas et le plus souvent on voit seulement 3 pointes terminales qui pourraient représenter des vestiges des folioles, la pointe centrale donnant le mucron du phyllode.

Matériel étudié sélectionné. — Madagascar : *Humbert 5041*, rochers siliceux (grès), plateaux de l'Isalo à l'W de Ranohira, 800-1000 m alt., 30.7.1928, fl. (K, P) ; *Peltier & Peltier 2975*, Isalo, 2.1961, fl. (K, P) ; *3006*, type (P) ; *Perrier de la Bâthie 16621*, grès, Isalo, 800 m alt., 10.1924, fl., j.fr. (K, MO, P) ; *Service Forestier de Madagascar 26751 SF*, terrain rocailleux, 43 km avant Betroka, 13.9.1968, fl. (K, MO, P, TEF) ; *26756 SF* (P).

8. **Vaughania mahafalensis** Du Puy, Labat & Schrire, *sp. nov.*

A V. cerighellii (M. Peltier) Du Puy, Labat & Schrire *differt floribus grandibus 10-15 mm longibus, foliis unifoliolatus petiolo brevi anguste alato, frequenter florescentia ante frondescentiam.*

Type : *Labat, Du Puy & Comtet 2451*, bush xérophile sur plateau calcaire, SE de tuléar, à 10 km de la RN 7 en direction de St. Augustin, 23°29'14" S, 43°45'55" E, 30 m alt., 2.12.1993, fl. (holo-, P ; iso-, G, K, MO, P, PRE, TAN, TEF, WAG).

Arbustes ou petits arbres atteignant 4 m de hauteur, à feuilles caduques ; floraison avant ou en même temps que l'apparition des feuilles ; jeunes pousses généralement brun foncé, couvertes d'une pubescence strigueuse blanche ou constituée d'un mélange de poils bruns et blancs ; vieux rameaux glabres, avec une écorce lisse et fissurée longitudinalement ; brachyblastes assez courts parfois présents. Stipules soudées jusqu'au sommet en une pièce triangulaire de 1-2 mm de long, sommet obtus ou arrondi, généralement non échancré. Feuilles presque toujours unifoliolées, rarement 3-5-foliolées sur les rejets végétatifs ; pétiole et rachis légèrement aplatis à ailés, 3-17(-32) × 0,5-2(3) mm, pubescents. Foliole largement obovée, plus rarement elliptique, 7-20 × 6-15 mm, sommet arrondi à obtus, parfois échancré, rarement lobé, très courtement mucroné, base obtuse, avec une pubescence strigueuse blanche uniforme sur les deux faces et quelques poils brun rougeâtre surtout sur les jeunes folioles et qui ne persistent plus longtemps que sur la nervure centrale, glauque à la face inférieure ; nervure primaire saillante dessous et peu visible dessus ; 6-8 paires de nervures secondaires très peu visibles.

Racèmes assez courts, longs de 10-20 mm, sessiles ; axe portant une pubescence strigueuse composée généralement d'une majorité de poils bruns ; bractée ovale, longue de 1-2 mm, strigueuse, caduque très tôt. Fleurs assez grandes, longues de 10-15 mm, rouges à rose violacé. Calice long de 2-4 mm, densément strigueux, souvent blanchâtre à la base et brun au sommet, à 5 dents triangulaires plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses linéaires subcylindriques, de 20-55 mm de longueur, brun rougeâtre, couvertes d'une fine pubescence strigueuse blanche. Graines (1-)3-12 par gousse, ellipsoïdes, longues de 2-2,5 mm, brun rougeâtre. — Fig. 7.

Répartition (Fig. 6) et écologie : SW de Madagascar, confinée à une petite aire, depuis les alentours de Tuléar jusqu'au Lac de Tsimanampetsotsa ; bush xérophile sur plateaux calcaires, le plus souvent sur des sols squelettiques, entre 100 et 200 m d'altitude. Floraison surtout de novembre à janvier, plus rarement depuis septembre et jusqu'en mars.

Matériel étudié. — Madagascar : *Bernardi 11299*, in vicinioribus Tuléar, 8.11.1967, fl. (G, P) ; *Bosser 10160*, calcaires squelettiques, Tuléar, 11.1956, fl. (P) ; *Decary 16154*, calcaires, Tuléar, 28.10.1940, fl. (K, MO, P) ; *Dequaire 27315*, La Table, Tuléar, 1952-1955, fl. (K, P) ; *27356*, *ibid.*, fl. (K, P) ; *Dorr et al. 4147*, spiny forest on the calcareous plateau, E of La Table, Route Nationale 7, 20,7 km E of Tuléar, 25.3.1985, fl. (MO, P, TAN) ; *Du Puy & Du Puy M53*, open scrubby woodland on limestones, with very little soil, with *Delonix* and *Alluaudia*, escarpment at southern and western end of Lake Tsimanampetsotsa, just above top the ridge, ca. 150 m alt., 13.1.1989, fr. (K, MO, P, TAN) ; *Humbert & Perrier de la Bâthie 2497*, coteaux calcaires, environs de Tuléar, 10-200 m alt., 14-26.9.1924, fl. (K, MO, P) ; *Humbert 14365*, bush xérophile sur coteaux calcaires de la rive droite de la vallée du Fiherenana à 15-25 km en amont de Tuléar, vers 200 m alt., 3.1934, fl. (P) ; *Keating & Miller 2237*, thorn scrub with bottle trees and succulent euphorbs, 15 km SE of Tuléar, road to Sakaraha, 23°21'S, 43°42'E, 100 m alt., 10.11.1989, fl. (MO, P, TAN) ; *Keraudren 669*, sur les collines, environs de Tuléar, gorges du Fiherenana, 3.1960, st. (P) ; *Keraudren-Aymonin & Aymonin 24710*, plateau calcaire, environs de Tuléar, 10.1970, fl. (K, P) ; *Labat, Du Puy & Comtet 2451*, type (G, K, MO, P, PRE, TAN, TEF, WAG) ; *Montagnac 12*, Sud-Ouest de Madagascar, s.d., fl. (K, MO, P) ; *Morat 3829*, route des 7 lacs, sud de Tuléar, 2.1971, fl. (K, P) ; *Peltier & Peltier 1321*, La Table, Tuléar, 16.11.1959, fl. (K, P) ; *2936*, Befefy, Tuléar, 19.2.1961, st. (P) ; *Poisson 370*, La Table, Tuléar, 12.1921, fl. (P) ; *Schatz & Miller 2462*, thorn scrub forest to 3 m tall, 14 km E of Toliara (Tuléar) along Route Nationale 7, Province of Toliara, 23°24'S, 43°47'E, 100 m alt., 12.12.1988, fl. (BR, K, MO, P, TAN) ; *Service Forestier de Madagascar, 168, Chauvet*, Tuléar, km 15 route de Tananarive, 9.11.1961, fl. (K, MO, NY, P, TEF, WAG) ; *20198 SF, Capuron*, route de Tuléar à Sakaraha, au P.K. 27, 28.3.1961, fl. (P, TEF) ; *27898 SF, Capuron*, calcaires aux environs E et S de La Table, Tuléar, 8-12.11.1967, fl., fr. (P, TEF).

9. **Vaughania dionaeifolia** S. Moore

Journ. Bot. 58 : 188 (1920), « *dionaeaefolia* ».

— *Indigofera arenicola* R. Vig., Not. Syst., Paris 13 : 368 (1949). Lectotype (choisi ici) : *Perrier de la Bâthie 1122*, W de Madagascar, bois sablonneux sur dunes anciennes, Anjiafitatra, près d'Ankirihitra (Boïna), 10.1900, fl., fr. (P ; iso-, K, P).

Type : *J. Vaughan Thompson s.n.*, Madagascar, fl. (holo-, BM).

Arbre atteignant 10 m de hauteur avec un DBH de 40 cm, ou arbuste haut de 2-3 m, à feuilles caduques ; floraison avant ou au début de la période végétative ; jeunes pousses épaisses, subglabres ou portant des poils minuscules, à écorce lisse et jaune ; vieux rameaux brun grisâtre, glabres, fissurés longitudinalement ; présence de brachyblastes trapus pouvant dépasser 3 cm de longueur. Stipules soudées en une pièce triangulaire longue de 2-5 mm, généralement entière, parfois légèrement émarginée au sommet. Feuilles unifoliolées ; pétiole long de 8-40 mm, légèrement aplati à amplement ailé (souvent deux pointes stipellaires au sommet des ailes), obové- spatulé, jusqu'à 15 mm de largeur au sommet. Foliole ovale à subcirculaire, de 15-50 × 15-40 mm, arrondie et mucronée au sommet, d'aspect glabre mais portant des poils birameux minuscules sur les deux faces, généralement très discolore, au moins sur le sec, la face supérieure étant brunâtre et l'inférieure glauque, souvent caduque avant le pétiole qui forme alors un phyllode pouvant persister pendant la saison sèche ; nervures secondaires très visibles sur les deux faces, 10 à plus de 20 paires serrées et blanchâtres.

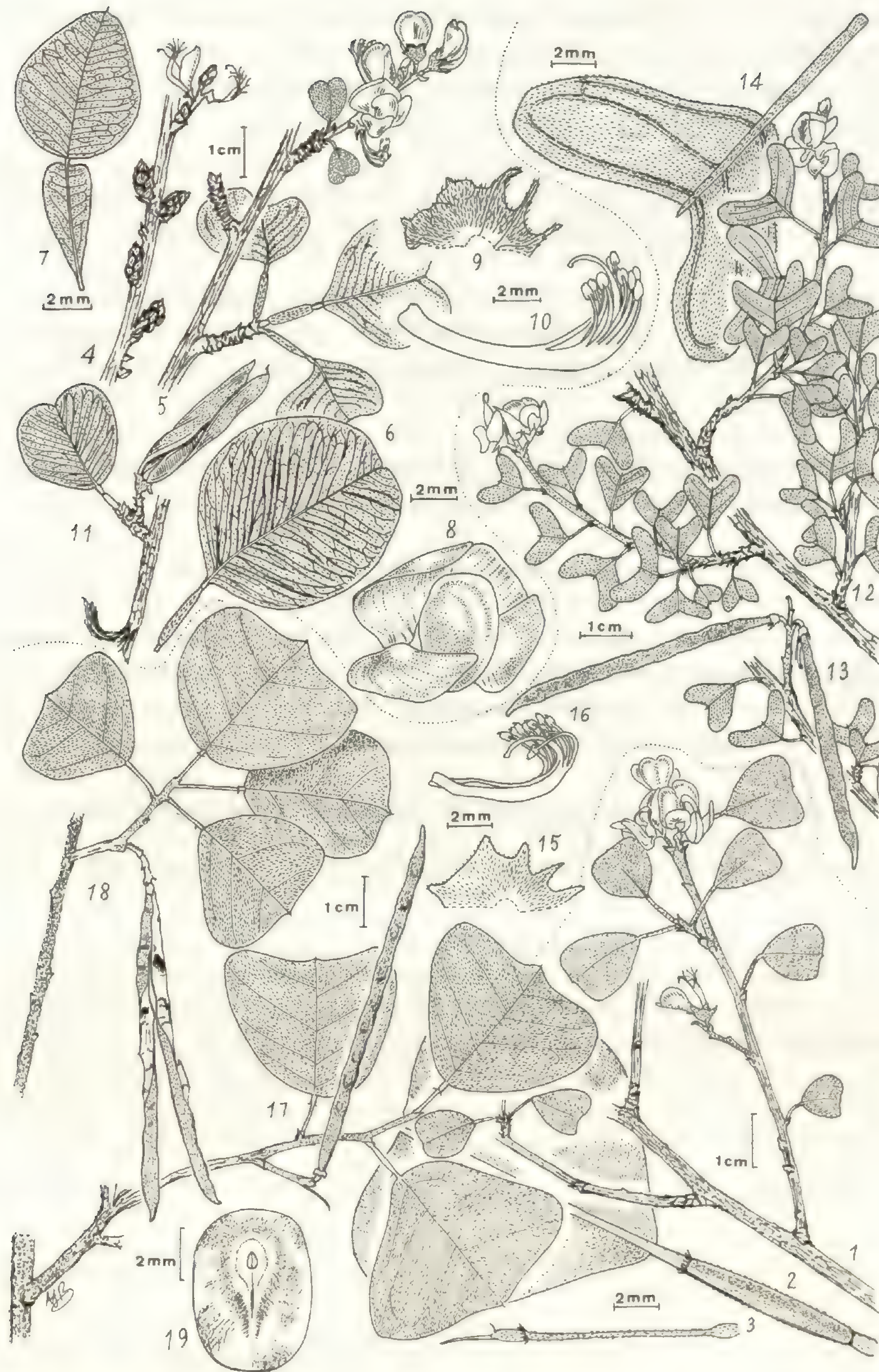


Fig. 7. — **Vaughania mahafalensis** : **1**, rameau fleuri ; **2**, feuille ; **3**, pétiole vu de profil (*Morat 3829*). — **V. dionaeifolia** : **4**, rameau fleuri aphylle et sans brachyblaste (*Cheek 2273A*) ; **5**, rameau feuillé et fleuri avec.brachyblastes (*Perrier de la Bâthie 4181*) ; **6**, feuille (*Cheek 2273B*) ; **7**, feuille à pétiole ailé (*Service forestier 27508bis SF*) ; **8** fleur ; **9**, calice ; **10**, androcée (*Perrier de la Bâthie 4181*) ; **11**, rameau fructifère (*Cheek 2273B*). — **V. perrieri** subsp. **polymorpha** : **12**, rameau feuillé florifère ; **13**, rameau feuillé fructifère ; **14**, feuille largement deltoïde et profondément échancrée ; **15**, calice ; **16**, androcée (*Humbert & Capuron 29121*, isotype) ; **17**, **18** rameau feuillé et fruit, avec feuilles deltoïdes peu échancrées ; **19**, graine (*Service forestier de Madagascar 29076 SF*).

Racèmes longs de 1-2 cm, sessiles, portant souvent plusieurs fleurs ouvertes simultanément ; axe fin et grêle, couvert de poils strigueux bruns ; bractée de 2-3 mm de longueur, rigide, ciliée, arrondie ou obtuse au sommet, rapidement caduque. Fleurs longues de 10-12 mm, violettes à rougeâtres. Calice de 2-3 mm de longueur, strigueux, vert rougeâtre, dents petites, étroitement triangulaires, nettement plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses linéaires subcylindriques, longues de 25-40 mm, à poils strigueux épars, à valves dures. Graines 6-10 par gousse, ellipsoïdes, longues de 3-4 mm, marron clair. — Fig. 7.

RÉPARTITION (Fig. 6) ET ÉCOLOGIE : W et N Madagascar, dans la région de l'Ambato-boeni et de l'Ambongo ainsi qu'au N et extrême NE de l'île. Cette espèce a été récoltée dans les forêts caducifoliées ou semi-caducifoliées sur sables, du niveau de la mer à 200 m d'altitude. Floraison de septembre à novembre.

NOMS VERNACULAIRES ET UTILISATIONS : Kokatrinjia, Vazanomby. Le bois est utilisé dans la construction des habitations et des parcs à bœufs.

V. dionaeifolia n'était connu jusqu'à présent que par l'échantillon type, un unicata sans localisation précise. Nous avons retrouvé dans l'herbier de Paris des récoltes récentes, très similaires au type, qui proviennent du N et de l'extrême NE de l'île. Les spécimens provenant de l'W de Madagascar, dans la région de l'Ambato-boéni et de l'Ambongo, décrits par VIGUIER sous le nom d'*Indigofera arenicola* appartiennent à cette espèce. Leurs pétioles sont seulement moins aplatis, mais il existe une série d'intermédiaires entre les deux formes extrêmes.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ SÉLECTIONNÉ. — MADAGASCAR : *Cheek 2273 A & B*, Diego-Suarez to Orangla, foot slopes of Montagne des Français, 9.11.1989, fr. (K) ; *Perrier de la Bâthie 1122*, lectotype d'*Indigofera arenophila* (P, K) ; *4181*, syntype d'*Indigofera arenophila*, anciennes dunes fixées, à Itampika sur le Mahavavy (Ambongo), 9.1904, fl. (K, P) ; *Réserves Naturelles de Madagascar 1644 RN, Ramamonjisoa*, forêt sablonneuse, District d'Ambato-boéni, Canton de Tsaramandroso, Bevezaha à 1 km du lac Tsimaloto à l'E, 16.10.1948, fl. (K, MO, P, TEF, WAG) ; *Service Forestier de Madagascar, 20108 SF, Capuron*, sur sables, Ouest (Nord), Bassin de la Saharaina, forêt de Sahafary, 27.11.1958, fr. (K, MO, P, TEF) ; *27508bis SF, Capuron*, Ouest (Nord) forêt d'Analafiana, au N de la basse Manambery (au SW de Vohémar), 11.3.1967, st. (P, TEF) ; *Vaughan Thompson s.n.*, type (BM).

10. **Vaughania perrieri** (R. Vig.) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera perrieri* R. VIG., Not. Syst., Paris 13 : 367 (1949).

LECTOTYPE (choisi ici) : *Perrier de la Bâthie 4695*, W de Madagascar, rocailles calcaires du Crétacé inf., ravin près d'Amboanio (Majunga), 6.1908, fr. (P ; iso-, K, MO, P).

Arbustes buissonnants à petits arbres de 0,5-8 m de hauteur avec un DBH jusqu'à 15 cm, caducifoliés ; les fleurs sont surtout produites en même temps que les feuilles immatures et sporadiquement par la suite ; jeunes pousses couvertes de poils strigueux brun rougeâtre ou noirâtres ; vieux rameaux brunâtres à grisâtres, avec une écorce lisse, légèrement fissurée ou striée longitudinalement ou lenticellée ; brachyblastes souvent présents. Stipules soudées à la base seulement avec deux pointes de 0,5-2,5 mm de longueur, strigueuses. Feuilles unifoliolées ; pétiole cylindrique, long de (3-)5-22 mm. Foliole très polymorphe d'un individu à l'autre même

dans une seule population, plus rarement pour un même individu, elliptique et longuement acuminée ou avec un sommet en arc de cercle concave, ou deltoïde avec deux larges lobes arrondis divergents, plus large que haute et très profondément échancrée au sommet en forme de V parfois très ouvert, 10-130 × 12-70 mm, mucronée au sommet, couverte uniformément sur les deux faces de poils courts, ou longs lui donnant alors un aspect velouté, poils blancs et bruns en mélange, ces derniers souvent plus nombreux sur les nervures et le bord des feuilles, surtout des jeunes, formant une marge rousse, glauque à la face inférieure ; nervures secondaires, 3-5(-9), visibles sur les deux faces, bien espacées.

Racèmes longs de 10-50 mm, denses, sessiles à pédonculés ; pédoncule jusqu'à 35 mm de longueur ; axe strigueux brun rougeâtre à subglabre ; bractée de forme et de taille très variables, aciculaire à largement ovale cupuliforme, longue de 1-6 mm, acuminée parfois longuement, caduque. Fleurs longues de 4-8 mm, blanches ± veinées de violet à violettes, l'étendard avec une petite tâche blanche à la base. Calice de 1-3 mm de longueur, couvert d'une pubescence strigueuse blanche, brune (ou les deux en mélange), à 5 dents ± étroitement triangulaires à aciculaires, généralement plus courtes que le tube. Corolle asymétrique.

Gousses linéaires cylindriques, de 30-110 mm de longueur, brun rougeâtre, finement strigueuses. Graines 8-13 par gousse, ellipsoïdes à subsphériques, d'env. 3 mm de longueur.

Répartition (Fig. 9) et écologie : S, W et Centre W de Madagascar, dans deux centres de distribution, de Fort-Dauphin jusqu'au Bassin de la Mania au centre et à l'Ouest et du Tsingy de Bemaraha jusqu'à Mahajunga ; bush xérophile sur sable ou sur calcaire, et forêt sèche des domaines phytogéographiques de l'Ouest et du Centre, généralement sur calcaire et en particulier sur les Tsingys, du niveau de la mer à env. 1000 m d'altitude. Floraison surtout d'octobre à mars mais observée depuis juillet et jusqu'en mai.

Noms vernaculaires : Kedrakitsa, Monoikafisa, Taikafotsy, Tapandravy, Teloravy.

V. perrieri est une espèce très variable. La variation est complexe et le matériel disponible n'est pas suffisant pour pouvoir définir des groupes bien individualisés. Cette plante se présente comme un petit arbuste dans le sud xérophile de Madagascar, ou comme un arbre avec un véritable tronc dans le NW de l'île. La variation de la forme des feuilles est très spectaculaire, non seulement entre spécimens provenant de différents localités et habitats, mais aussi entre membres d'une même population. Cependant des variations dans la forme des inflorescences, la longueur des gousses et la forme et la taille des feuilles permettent de subdiviser cette espèce en 2 sous-espèces séparées géographiquement, qui peuvent être distinguées de la façon suivante :

Racèmes distinctement pédonculés, à pédoncule long de 15-35 mm ; gousses généralement de 75-110 mm de longueur ; folioles adultes de (30-)75-130 × (15-)32-70 mm, acuminées au sommet ou profondément échancrées formant alors un large apex aplati avec deux pointes latérales, habituellement plus long que large .... subsp. *perrieri*

Racèmes sessiles ou courtement pédonculés, à pédoncule généralement de moins de 15 mm de longueur ; gousses de 30-70 mm de longueur ; folioles adultes de 10-50 × 12-65 mm, souvent deltoïdes avec deux lobes divergents arrondis séparés par une large échancrure en forme de V, habituellement plus larges que hauts .... subsp. *polymorpha*

V. perrieri subsp. **perrieri**

Cette sous-espèce est un arbuste ou un arbre endémique de l'W de Madagascar ; on la rencontre depuis le Tsingy de Bemaraha au sud jusqu'à Mahajunga au nord, dans les forêts caducifoliées, surtout sur calcaire. La forme du sommet de la feuille est variable dans cette sous-espèce, soit acuminé en une pointe simple, soit avec une large et profonde échancrure concave encadrée par deux pointes latérales. Un individu semble avoir toutes ses feuilles de la même forme, mais les deux variantes sont présentes côte à côte dans des populations mixtes. — Fig. 8.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ SÉLECTIONNÉ. — MADAGASCAR : *Du Puy & Du Puy M493*, on stream dank in semi-deciduous woodland, in sand and limestones rocks, leaning over stream, base of limestone escarpment on eastern margin of Bemaraha massif, ca. 14 km NW of Marerano, ca. 180 m alt., 18.3.1990, fr. (K, MO, P, TAN) ; *Labat & Deroin 2314*, forêt basse caducifoliée sur dalle calcaire, Réserve Naturelle n° 9, près d'Antsalova, env. de la rivière Ambodiria, 1 km à l'E d'Ambinda, 18°38'S, 44°42'E, 100-200 m alt., 5.12.1992, j.fr. (K, MO, P, TAN) ; *Perrier de la Bâthie 1151* (syntype), calcaire jurassique, Torrent d'Heromby sur le plateau d'Ankara, Ouest, 11.1900, fl. fr. (P) ; *4695*, lectotype (K, MO, P) ; *17620* (syntype), calcaire crétacé, Marohogo près de Majunga, 3.1926, fr. (P) ; *Réserves Naturelles de Madagascar 7702 RN, Randriamiera*, Andalasarotsy, district de Soalala, 24.11.1955, fl. (K, MO, NY, P, PRE, TEF, WAG) ; *11129 RN, Botoalina*, Ambalava, 28.2.1960, fr. (K, MO, NY, P, PRE, TEF, WAG) ; *Service Forestier de Madagascar 24288 SF, Capuron*, Ouest : vallon, sur le plateau de Berivotra, au sud de Majunga, 24.11.1965, fl. (K, MO, NY, P, TEF, WAG).

V. perrieri subsp. **polymorpha** Du Puy, Labat & Schrire, *subsp. nov.*

A subsp. perrieri *differt inflorescentiis sensilibus vel minute pedunculatis, leguminibus minoribus et foliolis brevioribus.*

TYPE : *Humbert & Capuron 29121*, S de Madagascar, bush xérophile sur calcaire, Andrahomana (Cap Andavaka) au SW de Fort-Dauphin, 1-100 m alt., 25-26.2.1955, fl., fr. (holo-, P ; iso-, K, P).

Arbuste de taille moyenne à petite. La foliole est généralement largement deltoïde avec deux lobes divergents, arrondis au sommet, séparés par une profonde échancrure en forme de V, bien que quelques spécimens aient un simple sommet acuminé. — Fig. 7.

Cette sous-espèce se rencontre dans le Sud, le Centre et la partie orientale de l'Ouest de Madagascar, depuis Fort-Dauphin jusqu'au Bassin de la Mania (Fig. 10), dans le bush xérophile et les forêts sèches sur gneiss, grès, sables ou calcaires, au-dessous de 1600 m d'altitude.

VIGUIER a indiqué sur des échantillons les deux noms suivants *Indigofera perrieri* var. *typica* R. Vig. et *I. perrieri* var. *betsileensis* R. Vig., mais il ne les a jamais publiés.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : *Alluaud 94*, Sud de Madagascar, 9.1900, fl. (P) ; *Bosser 10105*, calcaire, Amboasary (Mandrare), 10.1956, fl. (P) ; *14297*, bush xérophile sur calcaire, Ankalirano, W d'Ejeda, Plateau Mahafaly, 3.1960, fl. (P) ; *14299, ibid.* (P) ; *17477*, vestige forestier, Fotivolo, district d'Ankazoabo, 2.1963, fl. (P) ; *Cloisel 2*, Fort-Dauphin, s.d., fl. (P) ; *Decary 8417*, sables et calcaires littoraux, Kotoala, Ambovombe, 21.1.1931, fl., j.fr. (P) ; *9111*, dunes anciennes, Kotoala, SW d'Ambovombe, 5.8.1931, fl. (P) ; *9120*, sables et dunes anciennes, environs d'Ambondro, W d'Ambovombe,



Fig. 8. — **Vaughania perrieri** subsp. **perrieri** : **1**, rameau feuillé ; **2**, rameau fleuri ; **3**, calice ; **4**, poils birameux du calice ; **5**, fleur de profil ; **6**, fleur de face ; **7**, étendard ; **8**, ailes ; **9**, carène de dos ; **10** carène de face ; **11, 12**, androcée ; **13**, étamines ; **14** gynécée ; **15**, coupe longitudinale de l'ovaire ; **16**, stigmate ; **17, 18, 19**, gousse (*Du Puy et al. M493*).

7.8.1931, fl. (P) ; *9561*, pentes calcaires, Amboasary, vallée du Mandrare, 22.1.1932, fl., j.fr. (P) ; *10705*, calcaires littoraux, Andrahomana, district de Fort-Dauphin, 22.9.1932, fl. (P) ; *16021*, vallée de la Sakoa, district de Bétioky, 22.10.1940, fl. (K, MO, P, WAG) ; *16249*, grès, Ankazoabo, région de Tuléar, 30.10.1940, fl. (K, P) ; *Du Puy, Du Puy & Labat M442*, margin of spiny forest on limestone slope, with *Alluaudia dumosa, A. humbertii* and terete Euphorbias, on reddish sand over limestone, ca. 48 km SW of Ampanihy, road to Androka, Mahafaly Plateau, 24°54′S, 44°24′E, ca. 200 m alt., 7.2.1990, fl., fr. (K, MO, P, TAN) ; *Humbert 3022* (syntype d'*Indigofera perrieri* R. Vig.), pentes rocailleuses (rochers siliceux), vallée d'Ihosy, bassin du Mangoky, 800-1000 m alt., 29-30.10.1924, fl., fr. (P) ; *6699* (syntype d'*Indigofera perrieri* R. Vig.), rocailles gneissiques, bassin supérieur du Mandrare (SE) : du col de Vavara à la vallée de la Manombolo, 700-1200 m alt., 20-22.11.1928, fl. (P) ; *11261*, sol sablonneux (grès), forêt de Besomaty, entre le Fiherenana et l'Isahaina (Mangoky), 750-800 m alt., 10.1933, fl. (P) ; *11688*, ravin, Mont Vohipolaka au N de Betroka (Centre-Sud), 1300 m alt., 11.1933, fl. (K, MO, P) ; *12565*, forêt sèche, vallée moyenne du Mandrare près d'Anadabolava, 200-250 m alt., 12.1933, fl. (P) ; *12893*, forêt d'Ambohitantely et restes de forêts aux alentours, Tampokestsa au N d'Ankazobe (Centre), vers 1600 m alt., 10.1933, fl. (P) ; *12986*, aux environs d'Isomonon (confluent de la Sakamalio), vallée de la Manambolo, rive droite (bassin du Mandrare), 400-900 m alt., 12.1933, fl., j.fr. (K, MO, NY, P, PRE) ; *12990, ibid,* (P) ; *13347*, rocailles-gneiss, vallée de la Sakamalio, affluent de la Manambolo (bassin du Mandrare), 900-1100 m alt., 12.1933, fl., j.fr. (K, P) ; *13762*, bush xérophile, bassin de réception de la Mananara, affluent du Mandrare, pentes occidentales des montagnes entre l'Andohahela et l'Elakelaka, 500-700 m alt., 1-2.1934, fl. (K, P) ; *14325*, sur basalte et grès, boqueteaux-témoins au S de la forêt d'Analavelona au N du Fiherenana et au S de Miitsinjy, 650-700 m alt., 3.1934, fl., fr. (P) ; *14350*, bush xérophile sur coteaux calcaires de la rive droite de la vallée du Fiherenana à 30-35 km en amont de Tuléar, vers 400 m alt., 3.1934, fl. (P) ; *19634*, forêt tropophile sur sol siliceux grézeux-sableux, forêt d'Analamarina, vallée de l'Hazoroa (affluent de la Taheza, bassin de l'Onolahy) au S de Sakaraha, vers 300 m alt., 6-9.12.1946, fl. (K, MO, P) ; *20122*, forêt tropophile et bush xérophile sur calcaire et sables, plateau au S des gorges du Fiherenana, entre Andranohinaly et Andranovory, 30-400 m alt., 3-4.2.1947, fl., fr. (K, MO, P, WAG) ; *29121*, type (K, P) ; *Humbert 29551*, forêt tropophile sur calcaire et sables, forêt de Beandro à 55-60 km au NE de Tuléar, 200-250 m alt., 25.3.1955, fr. (K, MO, P) ; *Humbert & Capuron 29088*, bush xérophile sur calcaire, Andrahomana (Cap Andavaka) au SW de Fort-Dauphin, 1-100 m alt., 25-26.2.1955, fl. (P) ; *Jardin Botanique de Tananarive 1167*, cultivé en pleine terre au Jardin Botanique (provenant du Barrage de l'Ilempona après le radier d'Ihosy), 26.10.1935, fl. (P, TAN) ; *4245, Boiteau*, cultivé au Jardin Botanique, Rocaille E (provenance inconnue), 12.1939, fl., j.fr. (P, TAN) ; *5939* (mélange des récoltes *Seyrig 65, 65B & 97*) Ampandrandava, fl. (P, TAN) ; *Keraudren 820*, plateau calcaire Mahafaly à 3 km au SW du village de Beomby, 3.1960, fl. (P) ; *Peltier & Peltier 1248*, Ihosy (montée vers l'Horombe km 621), 13.11.1959, fl. (K, P) ; *1411*, dans les clairières du bush, au S d'Ambatoveve (district de Betioky), Ankalirano, 21.11.1959, fl. (K, P) ; *2463*, Ihosy (montée vers l'Horombe), 10.8.1960, st. (P) ; *2650*, Ihosy, 31.8.1960, fl. (P) ; *2760*, Ihosy (montée vers l'Horombe), 12.2.1961, fr. (K, MO, P) ; *Perrier de la Bâthie 2187* (syntype d'*Indigofera perrieri* R. Vig.), bois sur gneiss, Mt. Amboloandro, près Belamboany et Zazafotsy (Betsileo), vers 900 m alt., 5.1912, fr. (P) ; *12668* (syntype d'*Indigofera perrieri* R. Vig.), bords de torrents, Ihosy, 700 m alt., 6.1919, fr. (P) ; *Phillipson 2463*, hills E of Sakamena River, valley of Ambinda stream, Beza Mahafaly Reserve, Prov. de Tuléar, 23°40′S, 44°39′E, 180 m alt., 26.10.1987, fl. (MO, P, TAN) ; *Rabevohitra 2222*, route de Tsiombe à Fort-Dauphin, préfecture de Fort-Dauphin, 22.1.1990, fl., (MO, P, TAN) ; *Réserves Naturelles de Madagascar 4881 RN, Rakotoniaina*, forêt claire sèche, Réserve Naturelle n° 11, canton d'Harantsa, District de Fort-Dauphin, 28.10.1952, fl., fr. (K, MO, P, TEF) ; *5849 RN, Rakoto J. de la C.*, Réserve Naturelle n° 5, canton d'Antambohobe, district d'Ivohibe, 22.10.1953, fl. (P, TEF) ; *10667 RN, Rakotoson*, Behara, district d'Amboasry, 15.2.1958, fl. (P, TEF) ; *10783 RN, Rakotoson*, Amborinakoho, district de Fort-Dauphin, 29.3.1960, fr. (P, TEF) ; *Service Forestier de Madagascar 20206 SF, Capuron*, route de Tuléar à Sakaraha, au P.K. 60 sur l'ancienne route allant à Anjamala, 29.3.1961, fr. (K, P, TEF) ; *20747 SF, Capuron*, route de Tuléar-Sakaraha, vers les P.K. 55-65 (à l'W d'Andranovory), 12.1961 & 1.1962, fl. (K, P, TEF) ; *29076 SF* (P) ; *Seyrig 65*, Ampandrandava, crête E, dans des endroits rocheux, 1000 m alt., 9.1942, fl. (P) ; *65B*, Ampandrandava, 11.1942, fl. (P) ; *76*, terrain rocailleux, vallée d'Ambatoli, environs d'Ampandrandava, s.d., fl. (P) ; *97*, bord d'un ruisseau au fond de la vallée de Posopiso, aux environs d'Ampandrandava, 9.1942, fl. (P) ; *97B*, *ibid*, 10.1942, j.fr., (P).

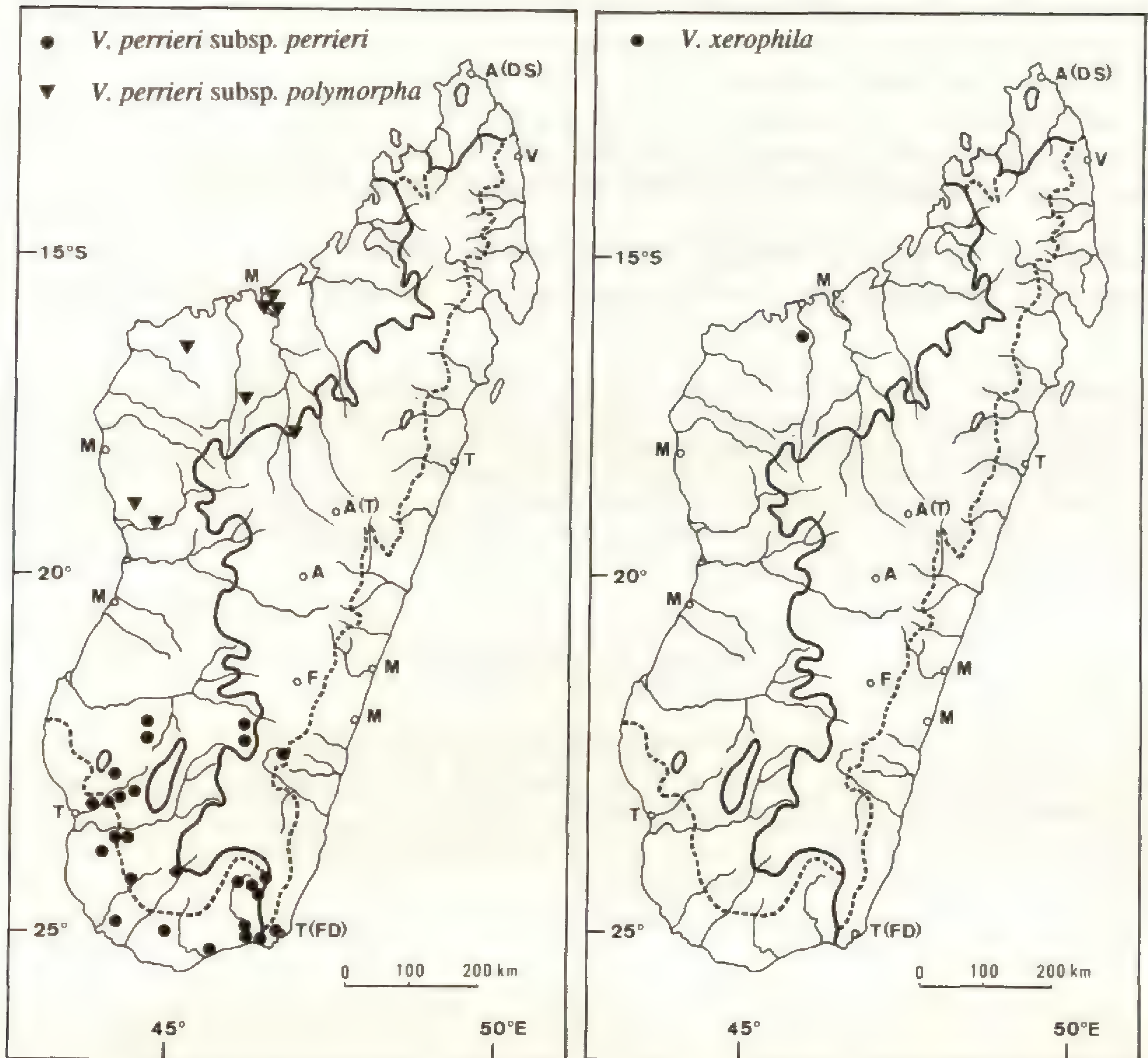


Fig. 9. — Répartition de **Vaughania perrieri** subsp. **perrieri**, **V. perrieri** subsp. **polymorpha** et **V. xerophila**.

11. **Vaughania xerophila** (R. Vig.) Du Puy, Labat & Schrire, *comb. nov.*

— *Indigofera xerophila* R. Vig., Not. Syst., Paris 13 : 367-368 (1949).

Type : *Perrier de la Bâthie 4373,* W de Madagascar, rocailles, basalte, bords d'un torrent desséché, Hopy (Iopy), Ambongo, 6.1906, fr. (holo-, P ; iso-, P).

Arbuste ligneux de 1-3 m de hauteur, à rameaux étalés brun grisâtre, fissurés longitudinalement ; brachyblastes nombreux, lignifiés, épais, parfois ramifiés. Stipules soudées à la base seulement et terminées par deux pointes triangulaires d'env. 1 mm de longueur. Feuilles unifoliolées ; pétiole court, long de 2-3 mm, plat à la face supérieure mais non ailé, strigueux, présentant au sommet deux petites pointes stipulaires nettes. Foliole oblongue, 15-

25 × 6-8 mm, arrondie au sommet, aiguë atténuée à la base, couverte de poils strigueux fins assez denses sur les deux faces, face supérieure verte, l'inférieure glauque ; 3-4 paires de nervures secondaires bien visibles surtout à la face inférieure.

Fleurs inconnues. Infrutescences sessiles et courtes, de moins de 10 mm de longueur. Gousses subcylindriques, longues de 40-60 mm, glabrescentes, brun rougeâtre foncé. Graines 6-9 par gousse, ellipsoïdes, d'env. 3 mm de longueur, noirâtre. — Fig. 1.

Répartition (Fig. 9) et écologie : Connue seulement par le type, W de Madagascar, Ambongo au S de Mahajunga ; rocailles basaltiques sur les bords d'un torrent asséché.

Remerciements : Nous remercions les directeurs et le personnel de l'Herbier du Royal Botanic Gardens, Kew, Londres, en particulier Dr. R. Polhill et Mr. G. Lewis de la section des Légumineuses, et du Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, en particulier Prof. Ph. Morat et Dr. R.D. Hoogland qui a traduit les diagnoses latines. Nous remercions les auteurs des illustrations de cet article, A. Beaumont, M. Barretto et G. Chypre. Nos remerciements vont également au « Committee for Research and Exploration » de la « National Geographic Society » qui a financé nos recherches et explorations à Madagascar en 1993.

BIBLIOGRAPHIE

Moore, S.M., 1920. — Plantarum Mascarensim pugillus. *J. Bot.* 58 : 187-190.

Polhill, R.M., 1981. — Indigofereae. *In* R.M. Polhill & P.H. Raven eds, *Advances in Legumes Systematics* 1 : 289-291. Royal Botanic Gardens, Kew.

Schrire, B.D., 1991. — *Systematic Studies in African Indigofereae (Leguminosae-Papilionoideae)*. Ph. D. thesis, University of Natal, Pietermaritzburg.

Viguier, R., 1944. — Les Légumineuses de Madagascar. *Archives de Botaniques*, Caen 6 (manuscrit non publié).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 103-104.

Eurystyles crocodilus Szlach. (*Orchidaceae*), a new species from Brazil

D. L. Szlachetko

Summary : Description of *Eurystyles crocodilus*, a new species from Brazil, related to *E. actinosophila* (Barb. Rodr.) Schlecht. and *E. ananassocomos* (Rchb. f.) Schlecht.

Résumé : Description de *Eurystyles crocodilus*, une nouvelle espèce du Brésil affine de *E. actinosophila* (Barb. Rodr.) Schlecht. et de *E. ananassocomos* (Rchb. f.) Schlecht.
Garay.

Dariusz L. Szlachetko, Department of Plant Ecology and Nature Protection, University of Gdansk, Al. Legionow 9, PL 80-441 Gdansk, Poland.

The genus *Eurystyles* Wawra embraces 15 species of neotropical, small, epiphytic orchids of the subtribe *Spiranthinae*. In the course of preparing a revision of the genus a new species of *Eurystyles* has been discovered. It is described here for the first time.

Eurystyles crocodilus Szlach., *sp. nov.* — Fig. 1.

Planta E. actinosophilae *similis. Labellum auriculis valde reductis supra faciem labelli vix exsertis. Rostellum viscidiumque nulla. Ovarium perianthiumque glabra.*

Type : *Wettstein & Schieffner s.n.*, Sued-Brazilien, Hymenopolis bei Sao Paulo, 9.1901 (holo-, WU). Only known material.

Small epiphyte. Leaves 4, subsessile or sessile, 8-20 mm long, 3-7 mm wide, forming a basal rosette, lanceolate to broad lanceolate, acute, minutely ciliate on margins. Inflorescence 16 mm long, dense, more or less ovate, set on very delicate, densely glandular axis. Flowers small, erect, tubular. Floral bracts ovate-lanceolate, acute, ciliate on margins. Ovary untwisted, glabrous. Perianth segments thin, membraneous, transparent, very delicate, glabrous, with papillate epidermis at the apices of sepals. Dorsal sépal 3.5 mm long, 0.7 mm wide, oblong-lanceolate, acute. Lateral sepals 5.6 mm long, 0.6 mm wide, linear with lanceolate apices. Petals 3 mm long, 0.6 mm wide, lanceolate-spathulate, acute. Lipe set on broad claw adnate to the sepaline tube, indistinctly divided into the hypochile and epichile. Basal part 2 mm long by 1.3 mm wide, ovate with knob-like, small, fleshy auricles ; apical part 1.3 mm long by 1.1 mm wide, rhomboid-ovate, papillate. Gynostemium erect, 2.3 mm long. Column foot adnate to the ovary. Anther oblong-lanceolate. Stigma narrow, horizontal, forming a transverse ridge. No staminodes.

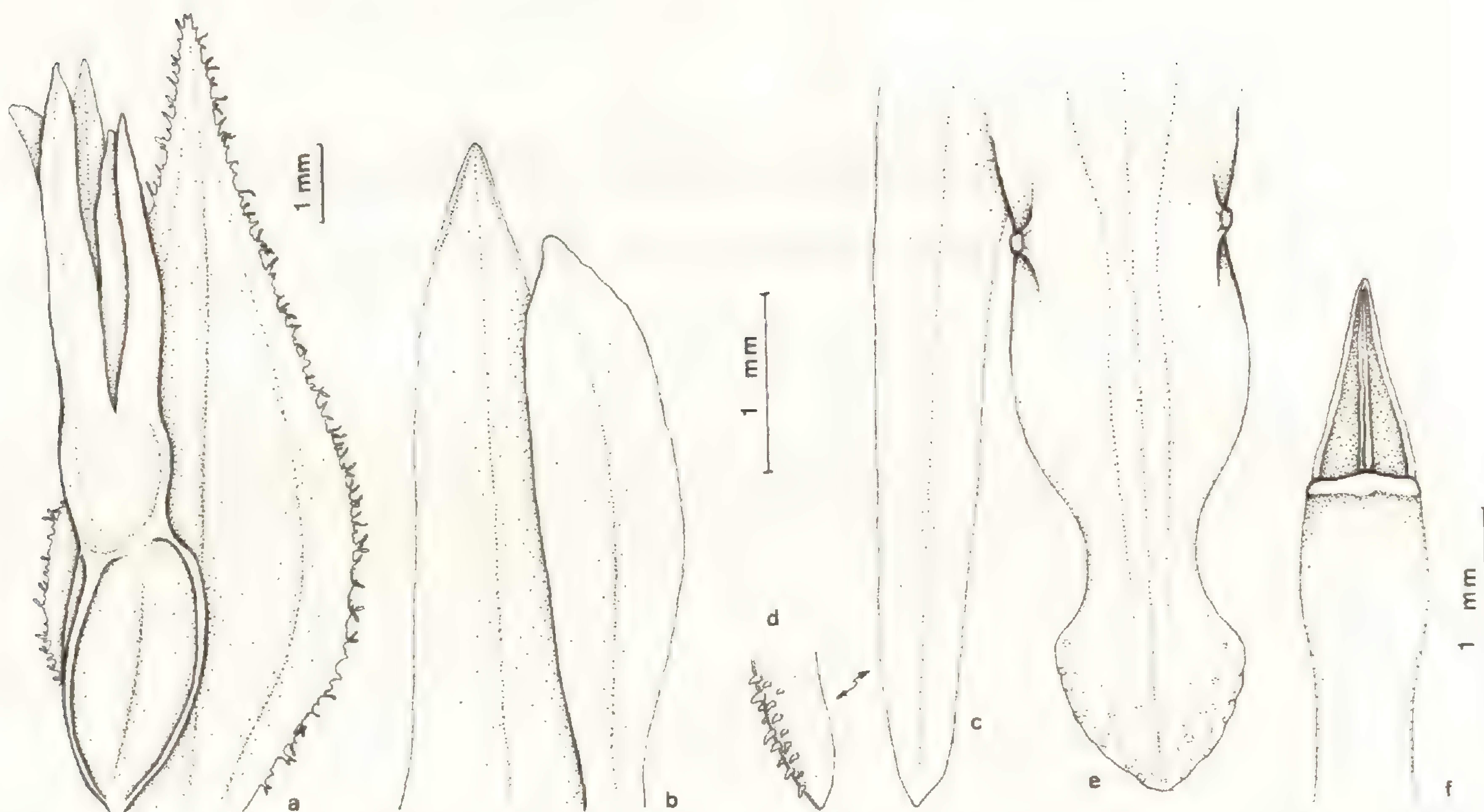


Fig. 1. — **Eurystyles crocodilus** Szlach. : **a**, flower and floral bract ; **b**, dorsal sepal and petal ; **c**, lateral sepal ; **d**, apex of lateral sepal from the outside ; **e**, lip ; **f**, gynostemium, bottom view.

Etymology : *crocodilus* — crocodile ; the species name refers to the lip form which, in general outline, resembles a head of this reptile.

Eurystyles crocodilus seems to be rẽlated to *E. actinosophila* (Barb. Rodr.) Schlecht. and *E. ananassocomos* (Rchb. f.) Schlecht., but it differs from the both in the lip form and gynostemium structure. The basal lip auricles of *E. crocodilus* are intermediate in size between *E. actinosophila,* in which they are large, and *E. ananassocomos* which has none. All of these species are autogamous. Both *E. actinosophila* and *E. ananassocomos* have long, linear and membraneous staminodes, while in *E. crocodilus* staminodes are completely reduced.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 105-153.

LL4 1007897

Révision du genre *Clausena* Burm. f. (*Rutaceae*)

J.-F. Molino

Résumé : Révision du genre paléotropical *Clausena*. 4 sections, 15 espèces et 6 variétés sont retenues. Une espèce nouvelle du Vietnam, *C. poilanei* J. F. Mol., est décrite, 6 combinaisons nouvelles et un nom nouveau sont présentés, et de nombreuses synonymies nouvelles établies (notamment pour *C. anisata* (Willd.) Hook.f. ex Benth., considéré comme une espèce asiatique ayant récemment envahi le continent africain). Des clés sont proposées pour tous les taxa, qui sont tous décrits, typifiés et localisés ; la morphologie florale de la plupart d'entre eux est illustrée.

Summary : The palaeotropical genus *Clausena* is revised. 4 sections, 15 species and 6 varieties are recognized. A new vietnamese species, *C. poilanei* J. F. Mol., is described, 6 new combinations and one new name are proposed, and numerous new synonymies established (especially under *C. anisata* (Willd.) Hook.f. ex Benth., here considered as an asiatic species which recently invaded Africa). Keys to all taxa as well as typifications, descriptions, maps and drawings are given.

Jean-François Molino, Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet, 34000 Montpellier, France. — Adresse actuelle : Centre ORSTOM, B.P. 165, 97323 Cayenne cedex, Guyane Française.

AVERTISSEMENT

Une première version de cette révision forme une partie d'une Thèse de Doctorat de l'Université de Montpellier 2 — Sciences et Techniques du Languedoc préparée sous la direction du Pr. F. Hallé (Laboratoire de Botanique — Institut de Botanique) et soutenue en Octobre 1991.

Cette thèse est volontairement confidentielle (elle ne sera reproduite et diffusée qu'en 1996) et la révision qu'elle contient ne peut donc être considérée comme effectivement publiée. Tous les nouveaux taxa ou combinaisons présentés ne sont par conséquent validement publiés que dans le présent article.

HISTORIQUE

Les contours actuels du genre *Clausena*[1] Burm. f. (*Rutaceae-Aurantioideae-Clauseneae-Clauseninae*) sont ceux définis par Oliver (1861), qui fut le premier à fusionner *Clausena* et *Cookia* Sonn. La distinction entre *Cookia* et *Clausena*, qui était basée essentiellement sur le nombre de pièces florales (fleurs 5-mères pour le premier, 4-mères pour le second), n'a en effet pas lieu d'être.

Swingle (1944), utilisant les travaux de Tanaka (1928-1937), réalisa le premier traitement complet du genre depuis Oliver (1861), décrivant 23 espèces et ne laissant, pour l'époque, pas grand-chose dans l'ombre.

1. Selon Huang (1959), Burman aurait choisi ce nom en hommage à P. Clausön, un botaniste danois du 17e s.

Ce travail (réédité en 1967 par SWINGLE & REECE, sans modifications, du moins en ce qui concerne le genre *Clausena*), n'a été revu que pour des zones géographiques limitées (la plus importante de ces révisions étant celle de HUANG (1959) pour la Chine).

Mais, depuis 1944, 7 nouvelles espèces ont été décrites dans ce genre, deux autres sont sous presse et une dixième est présentée ci-dessous. Le travail de SWINGLE est donc rendu en partie obsolète en raison de l'augmentation du nombre des collections disponibles.

POSITION SYSTÉMATIQUE

Tous les auteurs qui s'étaient penchés sur la taxinomie de la sous-famille des *Aurantioideae* avaient noté que *Clausena* présente un certain nombre de caractères « primitifs » qui en font un pôle dans ce groupe, à l'opposé du genre *Citrus* L.

WIGHT & ARNOTT (1834) ont ainsi créé la notion de tribu des *Clauseneae*, reprise par ROEMER (1846), puis longtemps abandonnée avant d'être remise à l'ordre du jour par TANAKA (1936) (mais sous une forme très différente des auteurs précédents, puisqu'il n'y maintient que *Clausena* et *Murraya* Koenig ex L., contre, par exemple, 6 genres actuels (sous 12 noms différents) pour ROEMER (1846). SWINGLE ajouta finalement *Glycosmis* Corrêa, *Micromelum* Blume et *Merrillia* Swingle aux deux genres de *Clauseneae* (*sensu* TANAKA).

Aucun changement n'est apporté ici à la classification de SWINGLE (1944), qui place le genre *Clausena* aux côtés de *Glycosmis* et *Murraya* dans la sous-tribu des *Clauseninae*.

Avant d'étudier les relations entre ces 3 genres, notons que, sur le terrain comme en herbier, certains *Clausena spp*. sont souvent pris pour des représentants de *Micromelum* Blume (*Clauseneae-Micromelinae*), et réciproquement. Le port et la morphologie foliaire peuvent en effet être très semblables chez certaines espèces de ces deux genres. Il y a d'ailleurs eu chez plusieurs auteurs du XIXe s. une certaine confusion entre *Cookia* et *Micromelum* (puis, plus tard, entre *Clausena* et *Micromelum*).

Au sein de la sous-tribu des *Clauseninae*, le genre *Glycosmis* est facilement reconnaissable : les jeunes rameaux et feuilles (« innovations ») sont recouverts d'une pubescence veloutée de couleur brun-rouille très caractéristique (du moins si l'on est déjà certain d'avoir affaire à une espèce de *Rutaceae*, car certaines *Meliaceae* présentent aussi ce caractère...). De plus, les loges de l'ovaire ne contiennent qu'un ovule (au lieu de 2 chez *Clausena* et *Murraya*), et le style est persistant (on ne retrouve ce dernier élément que chez *Clausena excavata* Burm. f.).

Par contre, il est difficile de séparer *Clausena* de *Murraya* sans observer en détail l'anatomie florale. En ce qui concerne la morphologie générale, tout au plus peut-on relever que, quand elles sont terminales, les inflorescences sont en corymbe chez *Murraya*, alors que pour *Clausena* elles sont en panicules allongés et coniques (à l'exception de *C. indica* (Dalz.) Oliver, qui présente parfois des panicules peu allongés, corymbiformes).

De même, rien dans la forme, l'aspect, la couleur ou l'anatomie du fruit ne permet de distinguer ces deux genres.

En revanche, SWINGLE (1944) a clairement mis en évidence des différences importantes dans l'anatomie florale.

La clef de détermination ci-dessous est extraite de celle de la sous-tribu des *Clauseninae* (SWINGLE, 1944, p. 153) :

« B. *Flower buds globose or broad-ovoid, never long and slender ; ovary usually borne on a glabrous, hourglass-shaped gynophore ; style short and thick ; stigma flattened, scarcely broader than the style* .... **Clausena**

BB. *Flower buds cylindrical or long-ovoid, never subglobose ; style long and slender, usually much longer than the ovary ; stigma broader than the style, usually capitate* .... **Murraya** »

Cette clef est valable pour la plupart des espèces, et met bien en valeur (SWINGLE est le premier à le faire) le caractère taxinomique essentiel qu'est la présence, chez presque tous les *Clausena spp.* d'un gynophore bien différencié.

Mais elle est inefficace dans plusieurs cas :

— tout d'abord, le stigmate peut être très nettement capité et plus large que le style chez *Clausena* (*C. harmandiana* (Pierre) Guillaumin et *C. brevistyla* Oliver, en particulier). Ce caractère ne peut donc servir à différencier *Murraya* de *Clausena.*

— d'autre part, il est plus efficace de comparer la longueur du style à celle de l'ensemble gynophore-ovaire (ou à une 1/2 longueur du pistil entier), plutôt qu'à l'ovaire seul. En effet (chez *C. anisata* (Willd.) Hook. f. ex Benth. var. *paucijuga* (Kurz) J. F. Mol., notamment), le style peut être nettement plus long que l'ovaire, ce qui laisserait supposer une parenté étroite avec *Murraya.* Mais dans le cas cité, le gynophore est toujours lui aussi bien développé, et le style est alors plus court que la moitié du pistil.

Cependant, malgré ces modifications, la clef de SWINGLE n'est toujours pas applicable au cas de *C. lenis* Drake.

En effet, cette espèce atypique présente des boutons allongés (jusqu'à 4 mm de long sur 2,2 mm de large), et un style 2 à 3 fois plus long que l'ovaire, et toujours plus long que la moitié du pistil.

En toute logique, ces deux caractères devraient donc conduire, selon la clef ci-dessus, à classer *C. lenis* dans *Murraya.* Mais la présence d'un gynophore, court mais analogue à celui de plusieurs espèces de *Clausena,* ainsi que la forme des filets, qui présentent la même structure genouillée que chez tous les autres *Clausena,* justifient bien le rattachement à ce dernier genre.

Je propose donc une nouvelle clef pour ces deux genres :

1. Style plus long que 1/2 hauteur de pistil, ovaire parfois un peu stipité mais sans gynophore différencié, filets des étamines non genouillés et boutons subcylindriques .... ***Murraya***

1'. Style court et épais (moins long que 1/2 hauteur de pistil), et boutons globuleux ou/et présence d'un gynophore très différencié et filets des étamines genouillés .... ***Clausena***

CLAUSENA Burm. f.

Fl. Indica : 87 (« *Claucena* »), 243 (1768)[1] ; LAMARCK, Tabl. Encycl. 2 (2) : 442, *tab. 310* (1793) ; VITMAN, Summa plant. 2 : 441 (1789), « *Glaucena* » ; COTHENIUS, Disp. Veg. meth. : 19 (1790), « *Claucenia* » ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) ; OLIVER, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 29 (1861) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; ENGL., *l.c.*, éd. 2, 19A : 320 (1931) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 158 (1944) & 1 : 209 (1967).

1. La graphie *Claucena* (p. 87) est vraisemblablement le résultat d'une erreur typographique, puisque l'index en fin d'ouvrage donne (p. 243) *Claufena* (c'est-à-dire *Clausena*), et que la fig. 2 de la pl. 29 porte la légende *Clausena excavata.* Elle doit donc être corrigée en *Clausena,* ce qui du reste est la pratique courante depuis toujours, à de rares exceptions près.

Cookia SONN., Voy. Ind. Or. 2 : 231 (1782) ; COTHENIUS, Disp. Veg. meth. : 22 (1790), « *Cooka* » ; BATSCH, Tab. Affin. Regni Veg. : 53 (1802), « *Coockia* » ; PERSOON, Syn. Pl. 1 : 466 (1805), « *Kookia* » ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 46 (1846) ; *non Cookia* J. F. GMELIN (1791) (*Thymelaeaceae*) [1].
Quinaria LOUR., Fl. Cochinch. : 272 (1790) ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 49 (1846).
Fagarastrum G. DON, Gen. Hist. 2 : 87 (1832).
Myaris C. PRESL, Bot. Bemerk. : 40 (1845).
Polycyema VOIGT, Hort. Suburb. Calcutt. : 141 (1845).
Gallesioa M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 33, 45 (1846).
Piptostylis DALZELL, Kew Gard. Misc. 3 : 33 (1851).

ESPÈCE-TYPE : *Clausena excavata* Burm. f.

Arbustes ou arbres 0,5 à 15 m, inermes, sempervirents (parfois feuillage caduc en zones sèches ou extratropicales). Feuilles alternes imparipennées, (1-) 5-31 folioles alternes, rachis rarement ailé sur la plante adulte (mais fréquemment marginé (subailé) sur les plantules), limbes densément ponctués de glandes pellucides contenant des huiles essentielles aromatiques.

Inflorescences terminales ou axillaires, en panicules coniques (rarement pseudo-corymbes) ou racèmes lâches (le nombre de niveaux de ramification varie de 2 à 5). Fleurs ⚥ (très rares cas de stérilité ♀). Boutons 3-5 mm de diamètre, globuleux à pyriformes (évasés vers l'apex), rarement ovoïdes. Calice à 4-5 sépales soudés, parfois sur plus de la moitié de leur longueur, rarement presque libres, persistants. Corolle à 4-5 pétales libres, ovales-elliptiques, glanduleux, membraneux (rarement un peu charnus), à préfloraison imbriquée, tombant rapidement après l'anthèse. Androcée à 8 ou 10 étamines sur deux rangs, celles du rang extérieur (opposées aux sépales) souvent légèrement plus longues ; filets insérés sur un disque à la base du pistil, subulés vers l'apex, épaissis sur le 1/3 ou la moitié inf. et plus ou moins nettement géniculés à la jonction entre ces deux parties ; à l'anthèse, le filet se plie en arrière (jusqu'à 90°) au niveau de cette articulation, rejetant les anthères loin du pistil ; anthères elliptiques à subglobuleuses (rarement 3 à 5 fois plus longues que larges), introrses, dorsifixes, à 2 sacs s'ouvrant chacun par une fente longitudinale. Gynophore glabre et lisse à sulqué, plus court à aussi long que l'ovaire, rétréci en son centre et évasé sous l'ovaire, enchâssant parfois la base de celui-ci dans une sorte de coupe. Ovaire à 4-5 (parfois 3 ou 2) loges et 2 ovules par loge ; ovules à placentation axile, pendulaires, superposés à collatéraux. Style cylindrique à sulqué-obtusanguleux, souvent rétréci à la jonction avec l'ovaire, caduc (rarement épaissi à la base et persistant au moins sur le jeune fruit), plus court que 1/2 longueur du pistil (rarement plus long) ; stigmate très réduit, ou plat et presque de même diamètre que le style, ou capité et nettement plus large.

Fruit globuleux à ovoïde ou subconique, plus ou moins charnu, glanduleux, rarement poilu, 0,8 à 2 (rarement 2-4) cm de diamètre ; 1-3 (-5) graines à cotylédons plano-convexes et tégument lisse et fin, 3-7 mm de diamètre.

DISTRIBUTION ET ORIGINE :

En Asie le genre est naturellement présent depuis le Sud de Taiwan et la Chine subtropicale (Hubei, Sichuan, Fujian) et tropicale, vers le Sud, à travers tout le S-E de l'Asie et la Malaisie jusqu'à la Nouvelle-Guinée et Bougainville et au N-E de l'Australie

1. *Cookia* J. F. GMELIN, Syst. Nat. 2 : 19, 24 (1791) = *Pimelea* Banks & Sol. ex Gaertner, Fruct. 1 : 186 (1788).

(Queensland) ; vers l'Ouest jusqu'au Népal et à Sri Lanka ; en Afrique, au Sud d'un axe Banjul-Mogadiscio, jusqu'au Cap.

Cette distribution est, de loin, la plus large de toute la sous-famille des *Aurantioideae*. Mais une espèce (*C. anisata*) explique une grande partie de cette répartition, puisqu'elle est la seule présente en Afrique et en Chine centrale. Si on l'excepte, le genre est nettement centré sur l'Asie du Sud-Est continentale (du Yunnan à la Birmanie et au Sud de la Thaïlande). Cette région est sans conteste le centre d'origine du genre.

Phénologie :

Le feuillage est normalement sempervirent, mais les espèces dont l'aire de répartition s'étend hors de la zone intertropicale (*C. anisata* en Afrique du Sud, *C. brevistyla* en Australie), ou à des zones à saison sèche très marquée (*C. anisata* dans des forêts sèches du subcontinent Indien ou d'Asie du Sud-Est ; *C. wallichii* Oliver en Asie du Sud-Est) présentent des écotypes (ou des variétés) à feuilles caduques. Enfin, *C. kanpurensis*, qui est présent uniquement sur les contreforts Sud et Ouest de l'Himalaya, au Nord du tropique, est apparemment toujours caducifolié. La floraison, dans presque tous les cas, semble pouvoir intervenir tout au long de l'année, mais avec un pic important en milieu ou en fin de saison sèche (Mars à Mai dans l'hémisphère nord ; Septembre à Novembre dans l'hémisphère sud). Les espèces qui franchissent l'équateur (*C. excavata*, *C. anisata*, et, dans une moindre mesure, *C. brevistyla*), ont une saison de floraison inversée (décalée de 6 mois) dans les parties N et S de leur aire (avec une situation moins claire sous l'Equateur (Molino, 1991).

Pollinisation et dispersion :

Les panicules, formés de centaines de petites fleurs (6-8 mm de diamètre) à corolle blanche et étamines jaune-orange, sont très voyants, souvent assez odorants, et fréquemment visités par des insectes pollinisateurs (Hyménoptères notamment).

Les fruits de *Clausena* sont de petites baies charnues dont les graines sont entourées d'une pulpe mucilagineuse sucrée et en général vivement colorée (suivant les espèces, toutes les teintes entre le rose pâle et le violet-pourpre ou même le noir). Ils sont consommés en particulier par les oiseaux, mais aussi, probablement, par de petits mammifères ou même des insectes, puisqu'ils tombent rapidement au sol à maturité.

Les graines, dont le tégument est fin, n'ont pas besoin de transiter par le système digestif d'animaux pour germer, ce qu'elles font donc souvent directement, au pied même de l'arbre. Corrélativement, elles ont une durée de vie assez courte, et pourrissent ou se déssèchent rapidement si elles ne sont pas dans un milieu favorable à la germination.

Nombres chromosomiques :

Seuls 4 taxons ont été étudiés à ce jour, dont 3 à l'occasion du présent travail ; il semble que le nombre de base, comme pour les autres membres de la sous-famille, soit $x = 9$.

Pour les trois premières espèces (*C. sanki* (Perrottet) J. F. Mol. var. *sanki* [1] ; *C. anisata* (Willd.) Hook. f. ex Benth. var. *anisata* [2] et *C. lansium* (Lour.) Skeels [3]), 2n = 2x = 18. Mais RAGHAVAN & ARORA (1958) donnent pour *C. anisata* var. *anisata* (*C. willdenowii*) 2n = 4x = 36.

La quatrième, *C. excavata* Burm. f., semble être tétraploïde : 2n = 4x = 36 [4].

DONNÉES BIOCHIMIQUES :

On ne dispose de résultats d'analyse de l'huile essentielle de feuilles que pour trois espèces : *C. sanki*, *C. anisata* et *C. heptaphylla* (Roxb.) Steudel.

Chez *C. sanki*, cette essence contient de l'estragole (ou méthylchavicol) ou de l'anéthole presque purs (98-100 %), ou bien un mélange des deux : environ 90 % d'anéthole pour 10 % d'estragole (MOLINO, 1991).

Pour *C. anisata*, une étude réalisée en Chine (ZHU et al., 1987), sous le nom de *C. dunniana* A. Léveillé (un synonyme de *C. anisata*), ainsi qu'une autre faite au Nigeria (OKUNADE & OLAIFA, 1987) ont toutes deux mis en évidence une teneur très forte en estragole (supérieure à 90 %). Il semble cependant que, là aussi, des chémovariants existent, contenant soit de l'anéthole à la place de l'estragole, soit ne produisant aucun de ces deux composés. Il n'y a pas de doute sur l'identité de la plante chinoise étudiée (confirmée par HUANG, comm. pers. 1991), non plus que sur celle de la plante africaine (*C. anisata* est la seule espèce du genre présente en Afrique).

En revanche, la situation est moins nette pour le « *C. heptaphylla* » récolté en Thaïlande et étudié par LOCKWOOD (1984). Cet auteur ne précise pas l'origine de la plante, ni s'il l'a mise en herbier, ni si le nom qu'il lui donne a été authentifié par un botaniste. De plus, en admettant que ce dernier point soit effectif, il y a eu longtemps une confusion entre trois espèces thaïlandaises (*C. heptaphylla*, *C. harmandiana* et *C. wallichii*), qui se traduisait encore récemment dans beaucoup d'herbiers par une mauvaise identification de nombreux échantillons de référence. Il est donc possible qu'un botaniste, même expérimenté, s'y soit trompé.

Plusieurs notes de collecteurs sur des herbiers de *C. heptaphylla* indiquent cependant que cette espèce sent très fortement l'anis. Elle avait d'ailleurs été baptisée temporairement *Amyris anisata* par ROXBURGH (ex STEUDEL, 1840). Ceci ne suffit bien sûr pas à prouver que la plante de LOCKWOOD appartient bien à cette espèce, d'autant que cette odeur n'est pas exceptionnelle chez *Clausena*, comme on vient de le voir.

Les constituants les plus fréquemment isolés de racines ou d'écorces de *Clausena spp.* sont des carbazoles (en particulier heptaphylline et murrayanine) ou des coumarines (notamment clausenine, clausenidine, dentatine, nordentatine et chalepine) (MESTER, 1973, 1977 ; DA SILVA et al., 1988 ; PRAKASH et al., 1988).

1. Comptages racinaires effectués au Centre de Recherche Pernod-Ricard sur des plantules récoltées dans la Province de Batangas, Luzon, Philippines (échantillons-témoins : *J. F. Molino 201 & 202*, MPU), et sur des plantules appartenant au cv. **'Clausanis'** provenant d'Indonésie (échantillon-témoin : *J. F. Molino 206*, MPU).

2. a. GILL et al. (1984), sous le nom de *C. willdenowii*.
b. Comptages racinaires effectués au Centre de Recherche Pernod-Ricard sur des plantules originaires de Côte d'Ivoire (échantillon-témoin : *J. F. Molino 207*, MPU).

3. D'après KRUG (1943) et SINGHAL et al. (1980).

4. Comptages racinaires effectués au Centre de Recherche Pernod-Ricard sur des plantules issues de graines provenant de Sumatra (échantillon-témoin : *J. F. Molino 205*, MPU).

USAGES :

Deux espèces sont cultivées à ce jour. *C. lansium* est la plus importante, puisqu'elle a été introduite dans toutes les zones tropicales et subtropicales. Ses fruits sont très appréciés en Chine, d'où elle est originaire, et où existent plusieurs variétés améliorées. La seconde, *C. sanki,* a, pour le moment, un usage très limité. Elle a été introduite des Philippines en Chine, où, selon HUANG (1959), ses fruits sont consommés, et en Indonésie, où elle est cultivée expérimentalement pour la production d'huile essentielle de feuilles.

D'autres ont des fruits comestibles (peut-être même toutes), mais peu font l'objet d'une cueillette. Parmi ces dernières, *C. anisata* est la principale, puisque ses fruits sont consommés localement en Chine et en Inde.

C. excavata, C. kanpurensis, C. anisata et *C. sanki* sont des plantes médicinales (et magiques parfois) importantes sur tout ou partie de leur aire de répartition. De tels usages sont également relevés ponctuellement, pour d'autres espèces.

PHYLOGÉNIE ET CLASSIFICATION DES ESPÈCES :

A ce jour, près de 80 espèces ont été décrites dans le genre *Clausena*. Beaucoup de ces binômes sont des synonymes, ou n'ont pas été validement publiés, ou concernent des taxa transférés à d'autres genres.

TANAKA (1928-1937) et SWINGLE (1944) ont grandement simplifié le problème en délimitant correctement le genre par rapport à ses voisins. Le second a limité le nombre d'espèces à 23. Mais, alors que sa conception du genre dans son ensemble est cohérente et reste parfaitement valide, son classement des espèces est obsolète, au regard des nombreuses nouvelles collections aujourd'hui disponibles.

Malgré la description de plusieurs taxa nouveaux depuis cette dernière révision, le nombre d'espèces retenu ici est sensiblement plus faible (15). Ceci pourra paraître étonnant, mais traduit surtout une redéfinition de la notion d'espèce dans ce genre, faisant moins appel aux caractères végétatifs, et surtout foliaires, que les études antérieures.

Par exemple, SWINGLE avait déjà mis, en 1944, sur le compte du manque de collections son incapacité à délimiter des variétés au sein de *C. anisata* en Afrique, malgré la variété des formes qu'il avait constatée.

Cinquante ans après, en dépit de l'augmentation considérable des récoltes de cette espèce sur ce même continent, la variabilité, qui est encore plus impressionnante, est tout aussi peu analysable en termes d'entités taxinomiques, qu'elles soient spécifiques ou variétales : elle m'a conduit à réduire à *C. anisata* var. *anisata* 4 espèces et 7 variétés considérées par SWINGLE comme distinctes, essentiellement sur la base de caractères végétatifs.

Ce cas est le plus remarquable, mais il en est de même, à un moindre degré, pour d'autres taxa.

Par contre, il est clair que l'identification d'une espèce passe presque toujours par l'étude des inflorescences, des fleurs, et surtout du pistil, juste avant ou juste après l'ouverture de la fleur. Toutes les dimensions données ci-après pour les pièces florales sont celles mesurées sur des fleurs à ce stade. Dès la pollinisation et la fécondation, qui est en général suivie de peu par la chute du style, l'ovaire et le gynophore commencent à se déformer et les caractéristiques morphologiques importantes disparaissent rapidement à cause de l'augmentation de la glandulosité, puis de la taille de l'ovaire.

Mais, là aussi, la prudence est de rigueur : certains caractères autrefois considérés comme importants pour distinguer les espèces s'avérent hautement variables au sein de presque toutes. Ainsi en est-il, par exemple, de la position des 2 ovules dans la loge : collatéralité ou superposition ne sont pas exclusives.

D'autre part, en bordure de l'aire de répartition géographique et écologique du genre, on trouve parfois des formes anormales qui sont difficilement identifiables : réduction des ovaires et du style et stérilité femelle chez *C. brevistyla* (Fig. 2, *14-15*), ou réduction du nombre de loges chez plusieurs espèces en zones à saison sèche très marquée ou en zone extratropicale. Dans tous ces cas, ces modifications ne touchent qu'une partie des individus de la zone considérée. Elles ne sont pas corrélées avec d'autres caractères, sexuels ou végétatifs, et il ne s'agit donc pas de variétés identifiables, mais plutôt d'*écovariants*, ou de variants géographiques, d'autant plus nombreux que l'on s'éloigne du centre d'origine du genre et de l'espèce.

Les affinités entre les espèces et leurs relations phylogénétiques sont difficiles à établir, mais on peut avancer quelques hypothèses :

— *C. indica* présente beaucoup de points communs avec *Murraya* : absence presque totale de gynophore et filets non genouillés (ces deux caractères sont apparemment très fortement corrélés), anthères subglobuleuses, à quoi on peut rajouter la forme presque en corymbe de l'inflorescence chez certains individus. Les seuls caractères qui l'en distinguent vraiment sont la forme du style (court et épais, alors qu'il est long et fin chez *Murraya*) et celle du bouton floral (globuleux ici, subcylindrique chez *Murraya*).

Très proche de cette espèce, *C. austroindica* Stone & Nair ne s'en distingue que par des caractères secondaires (morphologie foliaire, inflorescence courte et toujours en panicule). Ces deux espèces peuvent donc être considérées comme formant le groupe le plus primitif du genre (section ***Piptostylis***).

Toutes les autres espèces présentent un gynophore bien développé et des étamines à filets genouillés et à anthères ovoïdes à allongées. Elles se répartissent en trois groupes d'inégale importance.

Le premier (sect. ***Axillanthus***) comprend 6 espèces, pour lesquelles le gynophore, quoique souvent assez allongé n'est pas morphologiquement très différencié de l'ovaire : il se présente simplement comme un stipe en forme de sablier sur lequel repose l'ovaire ; il est toujours plus étroit que la base de l'ovaire, et la limite entre ces deux éléments n'est pas nette.

Les 6 espèces du deuxième groupe (sect. ***Clausena***) ont un gynophore bien différencié (la limite ovaire — gynophore est nette). Dans certains cas, le gynophore forme une sorte de coupe qui enchâsse la base de l'ovaire, l'entourant d'une « lèvre » parfois surmontée d'une collerette de glandes (*C. brevistyla*). En section, on constate que les loges de l'ovaire « descendent » assez bas dans le gynophore. Pour d'autres espèces, le gynophore ne recouvre pas la base de l'ovaire, mais il forme sous celle-ci un bourrelet qui marque nettement la limite entre les deux organes (*C. excavata*).

Enfin, la dernière section (sect. ***Drakanthus***) comprend une seule espèce présentant plusieurs caractères très originaux qui la séparent nettement du reste du genre : bouton floral allongé, pétales charnus, anthères et style très longs, fleurs 4-mères mais ovaire toujours à 2 loges.

Clef des sections

1. Gynophore très court (< 0,2 mm) ou indistinct ; étamines à filet aplati vers la base mais sans genou marqué, et à anthères subglobuleuses .... sect. ***Piptostylis*** (2 spp.)
1′. Gynophore bien différencié ; étamines à filet genouillé et à anthères ovoïdes à allongées 2
2. Bouton ovoïde-allongé, plus de 1,5 fois plus long que large ; pétales charnus ; ovaire toujours à 2 loges ; style plus long que l'ensemble gynophore-ovaire ; anthères 3 à 4 fois plus longues que larges .... sect. ***Drakanthus*** (1 sp.)
2′. Bouton globuleux à ovoïde ; pétales membraneux ; ovaire isomère (4 ou 5 loges), ou nombre de loges variables (2 à 4 ou 2 à 5) sur la même inflorescence ; style moins long que l'ensemble gynophore - ovaire ; anthères moins de 2 fois plus longues que larges 3
3. Gynophore renflé sous l'ovaire, et/ou engainant la base de celui-ci... sect. ***Clausena*** (6 spp.)
3′. Gynophore en forme de sablier, régulièrement évasé sous l'ovaire et n'engaînant pas la base de celui-ci .... sect. ***Axillanthus*** (6 spp.)

Clef des espèces

1. Inflorescences toutes axillaires 2
2. Gynophore engainant la base de l'ovaire et surmonté d'une collerette de glandes ; style très court (E. Malaisie) .... 4b. *C. brevistyla* var. *papuana*
2′. Pas les caractères précédents .... 9. *C. anisata*
1′. Inflorescences terminales, ou terminale *et* axillaires sur le même axe 3
3. Rachis des feuilles ailé (ailes de plus de 1,5 mm de large au sommet du rachis) 4
4. Feuilles à folioles très inégales et peu nombreuses (moins de 10) ; gynophore non engainant ... . 14. *C. luxurians*
4′. Feuilles à folioles presque identiques et nombreuses (plus de 13) ; gynophore engainant la base de l'ovaire .... 5. *C. poilanei*
3′. Rachis des feuilles subailé (ailes de moins de 1 mm de large) 5
5. Grosses glandes sur le calice et les loges de l'ovaire, qui sont très marquées extérieurement ; style plus long que l'ovaire .... 11. *C. wallichii*
5′. Ovaire papilleux ; calice et ovaire sans grosses glandes ; gynophore très court (< 0,2 mm) ; style plus court que l'ovaire .... 8. *C. austroindica*
3″. Rachis des feuilles térète (subailé seulement sur les individus très jeunes) 6
6. Fleurs habituellement 4-mères 7
7. Boutons allongés ; pétales charnus ; anthères 3 à 4 fois plus longues que larges ; ovaire toujours à 2 loges .... 15. *C. lenis*
7′. Pas les caractères ci-dessus 8
8. Fruit globuleux (E. Malaisie et Australie) .... 4. *C. brevistyla*
8′. Fruit allongé, conique ou ovoïde 9
9. Gynophore en forme de sablier, sans bourrelet sous l'ovaire ; 5-11 folioles .... 13. *C. heptaphylla*
9′. Gynophore formant un bourrelet sous l'ovaire 10
10. Feuilles à plus de 15 folioles ; style persistant, au moins sur le jeune fruit .... 1. *C. excavata*
10′. Feuilles à 1-7 folioles ; style caduc .... 2. *C. kanpurensis*
6′. Fleurs habituellement 5-mères 11
11. Ovaire hirsute ; fruit de 2 cm de diamètre ou plus .... 3. *C. lansium*
11′. Ovaire glabre ou peu poilu ; fruit de moins de 1,8 cm de diamètre 12
12. Loges de l'ovaire surmontées d'une grosse glande en relief 13
13. Fruit ovoïde ou allongé ; ovaire et style longs .... 12. *C. engleri*
13′. Fruit globuleux ; ovaire globuleux et style court 14

14. Fleur subsessile ; ovaire engainé à sa base par le gynophore, mais débordant celui-ci au-dessus .... 6. *C. harmandiana*

14'. Pédicelle floral > 1 mm ; gynophore engainant la base de l'ovaire, mais toujours plus large que celui-ci, et surmonté d'une collerette de glandes......... 4. *C. brevistyla*

12'. Pas de glandes différenciées au sommet des loges, ou peu apparentes et visibles seulement en coupe 15

15. Gynophore très court (< 0,2 mm) ; ovaire sphérique, papilleux ; étamines à filets non genouillés et anthères subglobuleuses ; inflorescences parfois corymbiformes .... 7. *C. indica*

15'. Gynophore > 0,5 mm ; ovaire lisse ou irrégulièrement glanduleux ; étamines à filets genouillés et anthères ovoïdes ; inflorescences toujours en panicules..... 10. *C. sanki*

CLAUSENA Burm. f. sect. **CLAUSENA**

Inflorescences en panicules terminaux (ou terminal et axillaires sur le même axe) allongés. Fleurs tétramères ou pentamères, ovaire isomère ou à nombre de loges variable. Boutons floraux globuleux ou pyriformes (évasés vers l'apex). Pétales membraneux. Etamines à anthères globuleuses, elliptiques ou allongées, mais toujours moins de 2 fois plus longues que larges, et plus courtes que les filets à l'anthèse. Limite gynophore-ovaire nette ; gynophore renflé sous l'ovaire et/ou engainant la base de celui-ci. Style plus court ou au maximum aussi long que l'ensemble gynophore-ovaire.

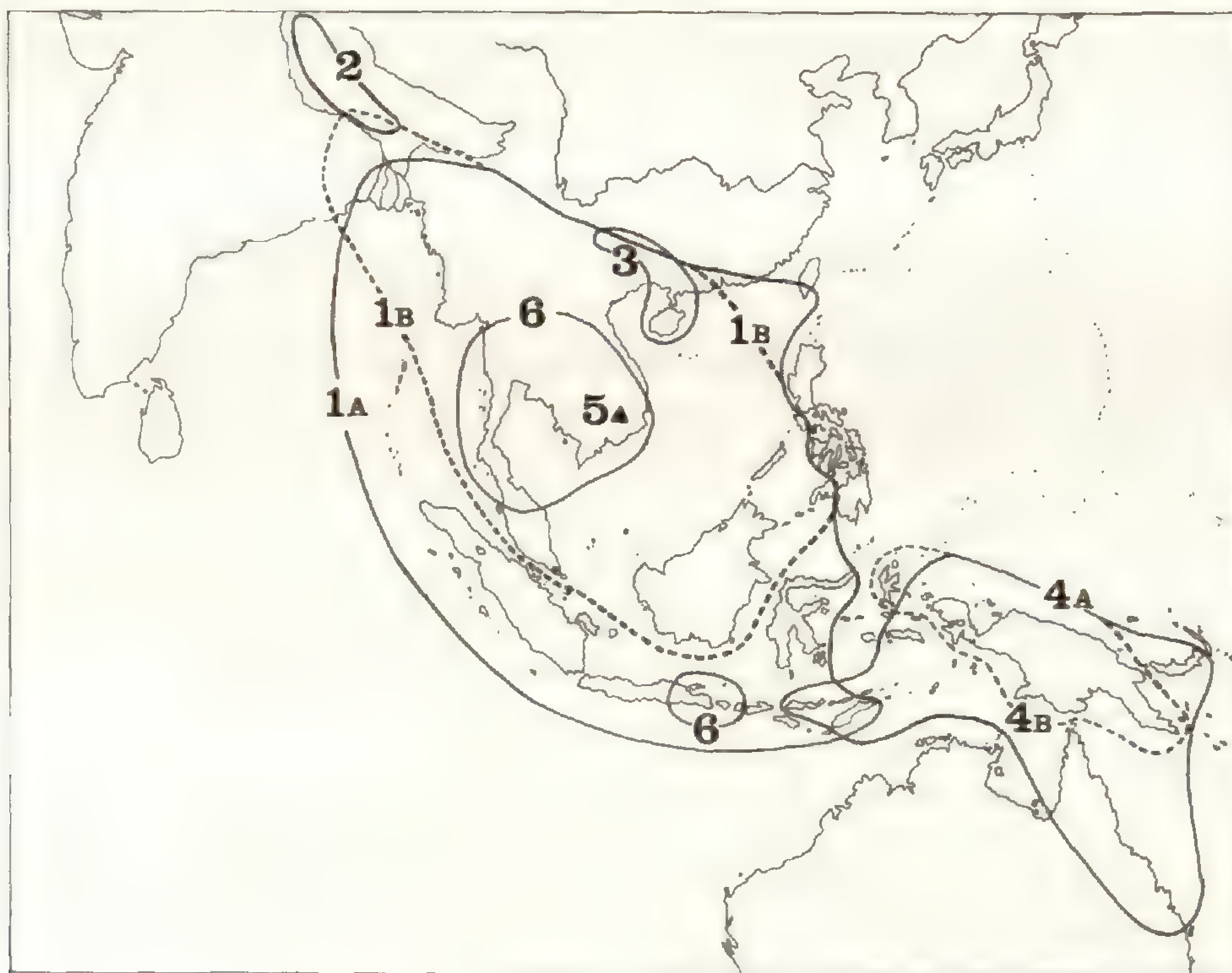


Fig. 1. — Distribution des espèces et variétés de **Clausena** sect. **Clausena** : **1A**, *C. excavata* var. *excavata* ; **1B**, *C. excavata* var. *villosa* ; **2**, *C. kanpurensis* ; **3**, *C. lansium* ; **4A**, *C. brevistyla* var. *brevistyla* ; **4B**, *C. brevistyla* var. *papuana* ; **5**, *C. poilanei* ; **6**, *C. harmandiana*.

1. Clausena excavata Burm. f. — Fig. 2, *1-7*.

Fl. Ind. : 87, *pl. 29, fig. 2* (1768) ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846) ; Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 31 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 504 (1875) ; Kurz, J. As. Soc. Beng. : 44 (3) : 133 (1875) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188, *fig. 108H-K* (1896) ; Guillaumin, *in* Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 661, *fig. 70 (8-10)* (1911) ; Backer, Schoolfl. Java : 185 (1911) ; Haines, Bot. Bihar Orissa 1 : 171 (1921) ; Ridley, Fl. Malay Penins. 1 : 352 (1922) ; Merr., Enum. Philip. Fl. Pl. 2 : 337 (1923) ; Craib, Fl. Siam. Enum. 1 (2) : 231 (1926) ; K. Heyne, Nutt. Pl. Ned. -Ind. : 861 (1927) ; T. Tanaka, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; T. Tanaka, Meded. Rijksherb. 69 : 6 (1931) ; Engl., *l.c.*, éd. 2, 19A : 322, *fig. 146H-K* (1931) ; Burkill, Dict. Econ. Prod. Mal. Pen. 1 : 577 (1935) ; Merr., Trans. Amer. Philos. Soc. N. S. 24 (2) : 223 (1935) ; Kanjilal et al., Fl. Assam 1 (2) : 206 (1936) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 230 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 165, *fig. 27A & B* (1944) ; Quisumbing, Medic. Pl. Philip. : 457 (1951) ; C. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 8 : 86 (1959) ; Backer & Bakh. f., Fl. Java 2 : 104 (1965) ; C. E. Chang, Fl. Taiwan 3 : 512 (1977) ; F. C. Ho, Trop. Pl. Taiw. Color : 207 (photo) (1981) ; B. C. Stone, *in* Whitmore, Tree Fl. Malaya 1 : 375 (1983).

Lawsonia falcata Lour., Fl. Cochinch. : 282 (1790) ; Stokes, Bot. Mat. Med. 2 : 364 (1812), « *Lausonia falcifolia* ». Type : « *Habitat ubique in dumetis Cochinchinae* », non trouvé.

Amyris punctata Roxb., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 251 (1832). Type : *Roxburgh s.n.*, cult. Jard. Bot. Calcutta (BM (2)!, B-W — N° *7294*!, G!, K!).

— *Clausena punctata* (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 378 (1840) ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846) ; *non* Rehder & Wilson (1916).

Amyris sumatrana Roxb., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 250 (1832). Type : *Roxburgh* ? cult. Jard. Bot. Calcutta, non trouvé.

— *Clausena sumatrana* (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 378 (1840) ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846).

Cookia graveolens Wight & Arn., Prodr. 1 : 95 (1834). Type : « *Amyris graveolens* » *ms. in* herb. Buch. -Ham., non trouvé.

— *Gallesioa graveolens* (Wight & Arn.) M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846).

— *Amyris graveolens* Buch.-Ham. ex Wight & Arn., Prodr. 1 : 95 (1834), *non* (Kunth) Sprengel [1], *pro syn.*

Clausena excavata Burm. f. var. *tomentosa* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1 : 99 (1891). Type : « Cochinchina », non trouvé.

Clausena forbesii Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflantzenfam. 3 (4) : 188 (1896), *syn. nov.* Néotype (désigné ici) : *Forbes 1771B*, Lampung, Sumatra, 1880 (BM!).

Clausena lunulata Hayata, Mat. Fl. Formosa 51 (1911) ; Hayata, J. Coll. Sci. Tokyo 30 (1) : 51 (1911) [2]. Syntypes : *T. Kawakami 1665*, Koshun, Taiwan, Juil. 1906 et *C. Owatari*, Koshun, Taiwan, Mars 1898, non vus.

Clausena tetramera Hayata, Icon. Pl. Formos. 6 : 12 (1916). Type : *Z. Katsumada* (*s.n. ?*), Hainan, 1910, non vu.

Clausena moningerae Merr., Philip. J. Sci. 23 : 247 (1923). Type : *McClure 8995*, Tai Wan San Hui, Kingchow, Hainan, 1922 (LU, G- photo !).

Clausena javensis J. F. Gmelin, Syst. Nat. 2 (1) : 610 (1791), *nom. superfl.* [3] ; Raeuschel, Nomencl. Bot. : 108 (1797) ; B. D. Jackson, Ind. Kew. 1 : 553 (1893) « *javanensis* ».

Murraya burmanii Sprengel, Syst. Veg. 2 : 315 (1825) « *burmanni* », *nom. superfl.*

1. *Amyris graveolens* (Kunth) Sprengel, Syst. Veg. 4 (2) : 148 (1827) (*Elaphrium graveolens* Kunth) = *Bursera graveolens* (Kunth) Triana & Planchon, Ann. Sci. Nat. sér. 5 (14) : 303 (1872) (*Burseraceae*).

2. Selon Huang (1959), Tanaka en aurait fait une nouvelle combinaison : *C. excavata* Burm. f. var. *lunulata* (Hayata) T. Tanaka ; mais celle-ci n'apparaît pas dans la référence qu'il donne (T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 (1930) : 228), et je n'en ai retrouvé aucune trace dans les publications de Tanaka.

3. Gmelin attribue à tort ce binôme à A. L. de Jussieu (Gen. Plant. : 430. 1789), lequel écrit à propos du genre *Clausena* Burm. f. (alors monotypique) « *Frutex javanensis* ».

Lectotype (désigné par T. Tanaka, Meded. Rijksherb. 69 : 6, 1931) : *N. L. Burman 29*, Java (L — N° *908.203-1071* [1] !).

Arbuste ou arbre sempervirent 1-12 m ; modèle architectural de Chamberlain, avec réitération précoce et profuse. Jeunes feuilles pubescentes à tomenteuses, devenant parfois glabrescentes sur la face sup. des limbes ; 10-40 (-70) cm de long, (13-) 15-31 folioles. Folioles 2 × 1 cm à 20 × 7 cm, ovales à ovales-lancéolées, à base très oblique, à apex aigu à aigu-acuminé (rarement obtus) ; marge entière à crénelée ; pétiolule 1-2 mm.

Inflorescences en panicules terminaux (rarement terminaux et axillaires, ces derniers à l'aisselle des feuilles situées immédiatement sous l'inflorescence terminale) coniques, dressés, (7-) 10-45 cm de haut sur 3-15 cm de large ; axes pubescents à tomenteux. Pédicelles 0,5- 2 mm, glabres ou tomenteux. Fleurs en boutons globuleux, parfois pyriformes et tétralobés, 3- 4 mm de diamètre. Calice glabre à tomenteux, 4 sépales 1-1,5 mm de long, aigus à l'apex mais en général peu différenciés et soudés sur au moins la moitié de leur longueur : sur la fleur épanouie, le calice vu de dessus forme presque un carré. Pétales 4, ovales, blanc-crème à verdâtre, 3-4 × 1 mm. Etamines 8, à filet fortement géniculé et épaissi à la base, l'articulation souvent papilleuse vers l'intérieur et fortement concave du côté externe (excavata), 1,5-3,5 mm de long à l'anthèse. Anthères jaune d'or, ovoïdes, 1 mm de long. Gynophore glabre, en forme de calice enchâssant la base de l'ovaire et la débordant, nettement différencié de celui-ci, 0,5-0,8 mm de haut, 0,8-1,1 mm de diamètre à la base et au sommet, 0,5-0,7 mm à l'endroit le plus étroit. Ovaire ovoïde à subtétragonal, 0,9-1,2 mm de haut, 1-1,1 mm de diamètre, en général glanduleux et poilu, et souvent surmonté par 4 poches à huile essentielle qui sont les seules marques de la jonction avec le style ; 4 loges et 2 ovules superposés (rarement collatéraux) par loge. Style épais, 0,7-1,8 mm de haut, 0,3-0,5 mm de diamètre, cylindrique ou tétragonal, parfois évasé vers le haut, jamais rétréci à la base, souvent même un peu épaissi, aussi long que l'ovaire (parfois jusqu'à 1,5 fois plus long), persistant au moins sur le jeune fruit, parfois sur le fruit mûr. Stigmate peu marqué, en général aussi large que le style et plat.

Fruit oblong-ovoïde, rose pâle à maturité, 1-2 × 0,5-0,7 cm, contenant 1 (ou 2) graine(s) vert foncé entourée(s) d'une pulpe sucrée.

Distribution : voir Fig. 1.

Noms vernaculaires : Cambodge : Cantroc damrey, Sanithroc damrey, Cantrouk san hoeut, Kânhchrouk. Chine : Son ké dan, Sea koi noui tchiou (Canton) ; Kai tan wong, Ka wong pi, Kai lueng wong kung shue, Tang lung shu (Hainan). Inde (Bihar et Orissa) : Agnijhal, Duki potum, Ote-armu. Indonésie : Kekerikan (Bali) ; Mera rona (Flores) ; Bagal tikus, Bajetah, Cerek hitam, Ki bajetah, Tikusan (Java) ; Mawulidan, Sumpaga (Célèbes) ; Goring-goring, Sangit, Sanggit, Senseng, Sicerek, Temung (Sumatra). Laos : Khong Touang, Kok 'sà màt, 'Sà màt, San kaï tang moc, Tcho kou nhia. Malaisie : Akar cengkeh, Camar, Cemama, Cememar, Cerek hitam, Kemantu hitam, Pokok cerek, Pokok kemantu, Secerek, Semeru, Semutu, Suntang hitam (Penins.) ; Otung-otung (Sabah). Philippines (Palawan) : Buriñgit. Thailande : Cha-mat, Mai-mi, Ma-lui, Mà-noi, Hat-sa-khun, Hat-sa-khun-khok, Hùat mon, Oi-chang, Phia-fan, Rui, Sa-mat, Sam-rui, Sàm sok, Si-som, Ysap-hin. Vietnam : Aluan va tun, Ca, Cam hôi, Cây cham tlâu, Cây gioi, Cây méo, Chum, Dâu gia xoan, Dinh, Gioi dat, Matmat, May ray, Sâu dâu núi.

1. Et non pas 908.203-1051, comme l'a écrit Tanaka (1931).

Clef des variétés

1. Feuilles, axes de l'inflorescence, calice et ovaire densément et simultanément hirsutes ; poils jaunes dressés ; pétales un peu poilus à l'extérieur .... var. *villosa*
1'. Plante glabre, ou pilosité différente de ci-dessus .... var. *excavata*

1 a. **Clausena excavata** Burm. f. var. **excavata.** — Fig. 2, *1-7*.

Pubescence fine et veloutée sur les jeunes feuilles, visible seulement sur le rachis et les nervures principales des folioles sur les feuilles pleinement développées. Pétales glabres ou parfois avec quelques poils au dos. Ovaire glabre ou poilu, mais non densément hirsute.

1 b. **Clausena excavata** Burm. f. var. **villosa** Hook. f.

Fl. Brit. India 1 : 505 (1875) ; Guillaumin, *in* Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 662 (1911) ; Craib, Fl. Siam. Enum. : 1 (2) : 231 (1926) ; T. Tanaka, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. Tanaka, Meded. Rijksherb. 69 : 6 (1931) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 165, *fig. 27A & B* (1944).

Clausena excavata Burm. f. var. *α* : Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 31 (1861). *Griffith s.n.*, Bhoutan (P !).

Clausena excavata Burm. f. var. *β* : Oliver, *l.c. McClelland 20* (K !).

Lectotype (désigné ici) : *MacClelland 20* (« *Amyris smithiana* » *ms.*), Rangoon, Birmanie, 1 Févr. 1854 (K — N° *40*) ! ; iso-, K (2) !).

Feuilles, rameaux et inflorescences densément couverts de poils jaunes-dorés hirsutes. Pétales portant au moins quelques poils au dos. Ovaire hirsute.

Note : Les herbiers portant à Kew les N^{os} *38, 39* et *40* présentent tous trois le même label, correspondant au descriptif donné ici (*McClelland 20*, etc.). Seul le N° *40* porte, sur une autre étiquette plus récente, « *McLelland* ». Tanaka (1931), reprenant cette erreur, donne : « Rangoon, McLelland 1854, Herb. Kew. Upper Burma ». Swingle (1944), a quant à lui modifié encore la citation de Tanaka en écrivant : « *McLelland N° 1854* ».

2. **Clausena kanpurensis** J. F. Molino, *nom. nov.* — Fig. 2, *8-9*.

Amyris pentaphylla Roxb., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 247 (1832) (Hort. Beng. : 28 (1814), *nom. nud.*) ; Wight & Arn., Prodr. 1 : 95 (1834) ; Steudel, Nomencl. Bot. ed. 2, 1 : 81 (1840).
— *Polycyema pentaphyllum* (Roxb.) Voigt, Hort. Suburb. Calc. : 141 (1845).
— *Gallesioa pentaphylla* (Roxb.) M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846).
— *Cookia pentaphylla* (Roxb.) M. Roemer, *l.c., pro syn.*
— *Clausena pentaphylla* auct. *non* DC. : Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 30 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 503 (1875) ; Watt, Dict. Econ. Prod. Ind. 2 : 359 (1899) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; Duthie, Fl. Gangetic Plain 1 (1) : 138 (1903) ; Haines, Bot. Bihar Orissa 1 : 171 (1921) ; T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 170, *fig. 27-C* (1944).
— ? *Limonia* ? *mollis* Wallich ex Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 30 (1861), *pro syn. Hb. Wallich 6362,* Ayodhya (Oudh), Uttar Pradesh, Inde ; non vu.

LECTOTYPE (désigné par T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) et *in herb.*) : *Roxburgh 2484*, Kanpur (Cawnpore), Uttar Pradesh, Inde (BM !).

Arbrisseau ou arbuste atteignant 1,5 m, caducifolié, à feuilles très aromatiques. Rameaux et feuilles tomenteux, parfois glabrescents sur les parties âgées. Feuilles 15-30 (-50) cm de long, 1-7 folioles. Folioles ovales-oblongues à subrhomboédriques, base oblique à obtuse ou cunée, apex aigu à acuminé ; folioles de la base du rachis : 4 × 1,5 cm à 13 × 5 cm ; foliole terminale 6 × 2 cm à 27 × 8 cm ; marge entière à crénelée ou ondulée ; pétiolules 2-5 mm.

Inflorescences en panicules terminaux, 5-35 cm de haut. Pédicelle 1-2 mm, cylindrique, poilu. Fleur en bouton globuleux, 3 mm de diamètre ; fleur épanouie, 7-8 mm de diamètre. Calice à 4 lobes peu marqués mais aigus, poilus. Pétales 4, blanc-crème. Huit étamines de 2-3 mm de long ; filet 1,5-2 mm, aplati à la base, subulé vers l'apex, un peu genouillé ; anthère ovoïde, 0,9-1 mm de long, avec une grosse glande sur le connectif. Gynophore convexe, enveloppant et débordant la base de l'ovaire, 0,3-0,5 mm de haut, 0,5-0,7 mm de diamètre à l'endroit le plus large, 0,3-0,4 mm à l'endroit le plus étroit. Ovaire ovoïde, poilu, glanduleux, 1 mm de diamètre et 1 mm de haut pour la partie émergeant du gynophore. 4 (3) loges descendant profondément dans l'ovaire, contenant chacune 2 ovules superposés. Style 4-angulaire plus court que l'ovaire, 0,7-1 mm de haut et 0,3-0,35 mm de diamètre, parfois avec quelques poils, épaissi vers la base mais brusquement rétréci à la jonction avec l'ovaire. Stigmate peu apparent, à peine plus large que le style.

Fruit oblong, glanduleux, orange-rouge, 1-1,3 mm de long.

DISTRIBUTION : voir Fig. 1.

NOMS VERNACULAIRES : INDE : Ratanjote, Rowana, Teyrur.

NOTE : Contrairement à ce qu'a imaginé OLIVER (1861), qui n'a sans doute pas pu voir le type de DE CANDOLLE (*Roxburgh s.n.*, G-DC !), *Clausena pentaphylla* DC. (Prodr. 1 : 538, 1824) n'a rien à voir avec *Amyris pentaphylla* Roxb., auquel DE CANDOLLE (1824) ne fait d'ailleurs pas référence [1]. STEUDEL (1840) et ROEMER (1846), quant à eux, traitent séparément les deux espèces.

Par la suite, l'usage de la combinaison (incorrecte) *C. pentaphylla* (Roxb.) DC. s'est généralisé, et c'est encore sous ce nom que l'on désigne aujourd'hui l'espèce qui nous intéresse. L'épithète *pentaphylla* ne pouvant plus être utilisée dans le genre *Clausena*, il est nécessaire de proposer un nom nouveau pour *Amyris pentaphylla* Roxb.

3. **Clausena lansium** (Lour.) Skeels

US Dept. Agr., Bur. Pl. Ind. Bull. 168 : 31 (1909) [2] ; MERR., Enum. Philip. Fl. Pl. 2 : 337 (1923) ; CRAIB, Fl. Siam. Enum. 1 (2) : 233 (1926) ; T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; T. TANAKA, Meded. Rijksherb. 69 : 7 (1931) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. éd. 2, 19A : 322 (1931) ; BURKILL, Dict. Econ. Prod. Mal. Pen. 1 : 578 (1935) ; MERR., Trans. Amer. Philos. Soc. N. S. 24 (2) : 222 (1935) ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc.

1. La détermination de ce *Clausena pentaphylla* DC., qui n'est pas une *Rutaceae*, est en cours, et fera l'objet d'une publication ultérieure.
2. CRAIB (1926), SWINGLE (1944) et HUANG (1959) donnent par erreur : « 176 : 29 ».

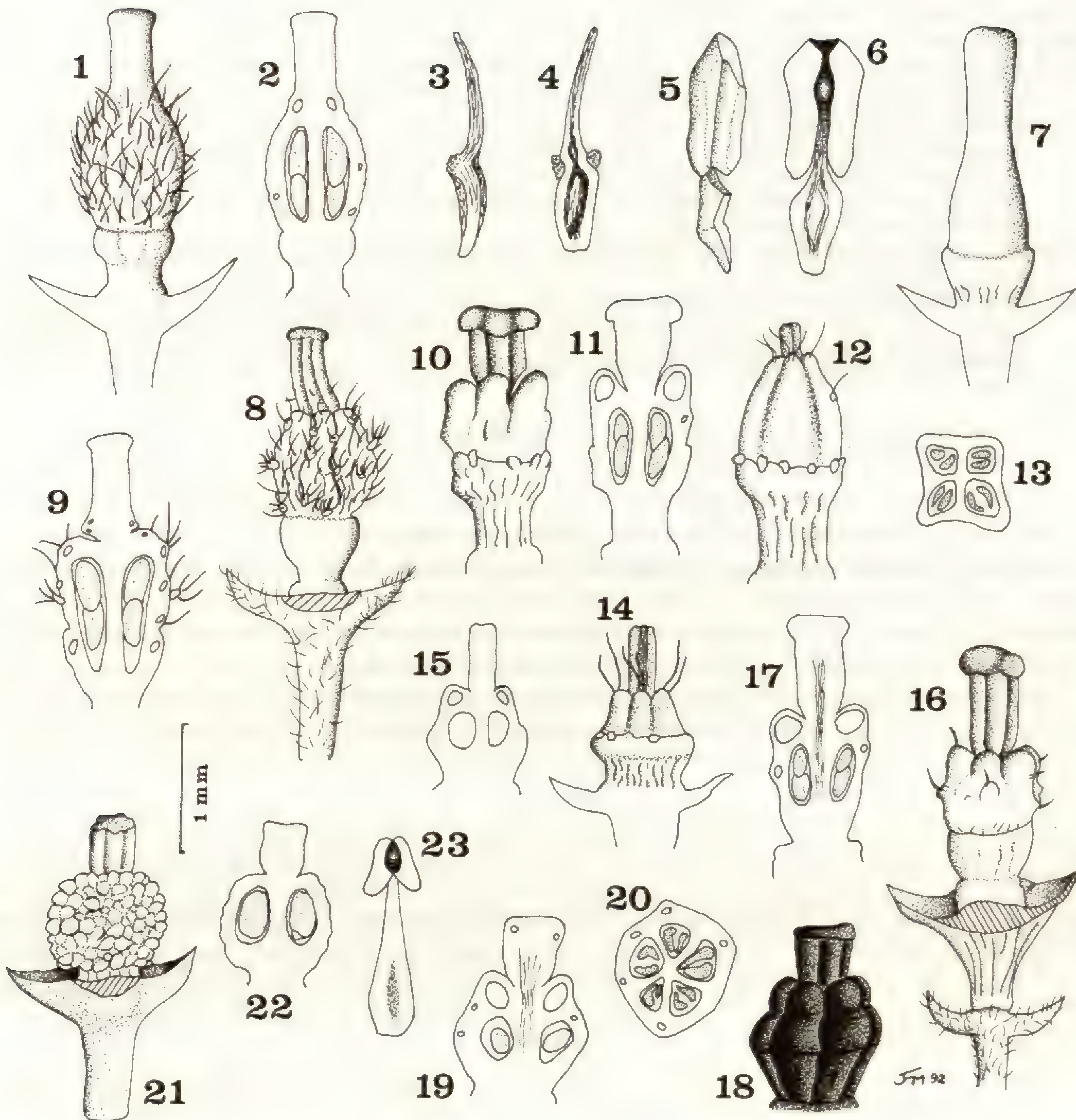


Fig. 2. — **Clausena** sect. **Clausena** et sect. **Piptostylis** : pièces florales à l'anthèse (sauf 5-6) sur exsiccata (sauf 1-2). — **C. excavata** var. **excavata** : **1**, pistil et calice (silhouette) (matériel frais) ; **2**, coupe long. ; **3-4**, filet d'étamine (profil et dos) ; **5-6**, étamine prélevée dans un bouton (profil et dos) (1-6, *Molino 205*, MPU) ; **7**, pistil et calice (silhouette) d'un cas extrême glabre (*Robinson 1524*, P). — **C. kanpurensis** : **8**, pistil et calice (un sépale coupé) ; **9**, coupe long. (*Wallich s.n.*, P). — **C. brevistyla** var. **brevistyla** : **10**, pistil ; **11** et **13**, coupes long. et transv. (*Havel 9109 NGF*, BO) ; **12**, cas extrême à style réduit (*Smith 4632*, K) ; **14**, pistil et calice (silhouette) d'un cas de stérilité ♀ ; **15**, coupe long. montrant les loges vides (*Brass 8221*, BO). — **C. harmandiana** : **16**, pistil, calice (deux sépales coupés) et bractées ; **17**, coupe long. (*Van Beusekom et al. 2785*, P) ; **18**, forme à pistil court ; **19-20**, coupes long. et transv. (*Backer 9506*, BO). — **C. indica** : **21**, pistil et calice (un sépale coupé) ; **22**, coupe long. (*Walker s.n.*, K) ; **23**, étamine (*Lam 7344*, L).

16 : 231 (1937) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citr. Ind. 1 : 168, *fig. 27 (E & I) & 28* (1944) ; QUISUMBING, Medic. Pl. Philip. : 458 (1951) ; C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 88 (1959) ; BACKER & BAKH., Fl. Java 2 : 104 (1965) ; B. C. STONE, *in* DASS. & FOSBERG, Rev. Handb. Fl. Ceyl. 5 : 438 (1985).

Quinaria lansium LOUR., Fl. Cochinch. : 272 (1790) ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 49 (1846).

Cookia punctata SONN., Voy. Ind. Or. 2 : 231 (1782) [1] ; DC., Prodr. 1 : 537 (1824) ; WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 95 (1834) ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 46 (1846). Type : « ... les Chinois le cultivent à Canton dans les petits jardins... », non vu.

— *Sonneratia punctata* (SONN.) J. F. GMELIN, Syst. Nat. 2 (1) : 675 (1791).

— *Aulacia punctata* (SONN.) RAEUSCHEL, Nomencl. Bot. : 119 (1797).

— *Clausena punctata* (SONN.) REHDER & WILSON, *in* SARG., Pl. Wils. 2 : 140 (1916), *non* (ROXB.) WIGHT & ARN. ex STEUDEL (1840).

Cookia wampi BLANCO, Fl. Filip. : 358 (1837) ; éd. 2 : 253 (1845) ; éd. 3 (2) : 105 (1878) ; M. ROEMER, *l.c.* Type : non vu.

— *Clausena wampi* (BLANCO) OLIVER, J. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 34 (1861) ; HOOK. f., Fl. Brit. India 1 : 505 (1875) ; KURZ, J. As. Soc. Beng. 44 (3) : 133 (1875) ; ENGL., *l.c.* 3 (4) : 188 (1896) ; GUILLAUMIN, *in* LECOMTE, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 664, *fig. 70 (1-3)* (1911) ; HAINES, Bot. Bihar Orissa 1 : 171 (1921).

TYPE : *Loureiro s.n.*, Guangzhou (Canton), Chine (holo-, P-LOUR !).

Petit arbre ou arbuste sempervirent, de 3 à 12 m de haut. Feuilles à 5-11 folioles, 15-40 cm de long, glabrescentes à finement poilues, en particulier sur les rachis et nervures principales. Pétiolules 2-6 mm. Folioles de taille croissante de la base au sommet du rachis ; limbes ovales, asymétriques à la base (sauf pour la foliole terminale), acuminés et un peu émarginés à l'apex ; face supérieure plus sombre et nervures peu visibles ; face inférieure plus claire et nervures saillantes ; marge entière à crénelée ou ondulée.

Inflorescences en panicules ou racèmes terminaux (ou terminaux et subterminaux), lâches, à axes pubérulents. Fleurs pentamères courtement pédicellées (1 mm environ) ; boutons pyriformes (étroits à la base, évasés vers l'apex), avec 5 lobes marqués, formés par les 5 pétales carénés, ce qui lui donne, en section transversale, une forme en étoile. Sépales poilus à l'extérieur, aigus à l'apex, environ 1 mm de long. Pétales elliptiques, 4-5 mm de long × 2-2,5 mm de large, un peu poilus à l'extérieur, membraneux, blanc-crème. Etamines 10, à filets genouillés de 2-4 mm de long et anthères ovoïdes à oblongues, 1 mm de long, jaunes. Gynophore court (0,5-0,7 mm), glabre, renflé à la jonction avec l'ovaire et enveloppant un peu la base de celui-ci. Ovaire à 5 loges, 1 mm de haut environ, globuleux à ovoïde, glanduleux et couvert de poils jaunes dressés. 2 ovules par loge. Style plus ou moins aussi long que l'ovaire, épais (0,5-0,6 mm de diamètre), cylindrique, peu ou pas rétréci à la base, obtusanguleux, caduc. Stigmate un peu capité.

Fruit globuleux, velouté, charnu, 1,5-3 cm de diamètre, jaune-orange à rouge, contenant 1-3 graines vertes, ovoïdes, de 0,7-1,5 mm de long, entourées d'une pulpe translucide, acidulée ou très douce suivant les variétés.

1. Plusieurs auteurs (notamment WIGHT & ARNOTT, 1834 ; ROEMER, 1846) ont attribué ce binôme à RETZIUS (Obs. Bot. 6 : 29. 1791). Une certaine confusion en a résulté, qui a conduit plus récemment CARPENTER & REECE (1969) à supposer que « *Cookia punctata* Retz. » est un synonyme de *Clausena excavata* (*Amyris punctata* Roxb.). Il n'en est rien : RETZIUS décrit bien, mais sans citer cet auteur, le taxon de SONNERAT.

D'autre part, *Cookia punctata* auct. *non* Sonn. : HASSK., Cat. Hort. Bot. Bog. (Alt.) : 215 (1844) ; Pl. Jav. Rar. : 280 (1848) = *Micromelum pubescens* Blume.

DISTRIBUTION : voir Fig. 1.

NOMS VERNACULAIRES : CHINE : Wampi, Huang pi, Huang pi chu, Huang p'i ho, Huang p'i kan, Oui poué kouéi tch'iou, Wong Pei Shue, T'im wong p'i, Sun wong p'i. LAOS : Vong pey kouo moc. PHILIPPINES : Galumpi. SRI LANKA : Rata-karapincha. THAILANDE : Ma-fai-chin, Som bafai. VIETNAM : Cay gioi, Cay giôi rùng, Cay sen, Co nguot pa, Quat hong bi.

4. **Clausena brevistyla** Oliver. — Fig. 2, *10-15*.

J. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 31 (1861) ; BENTH., Fl. Austral. 1 : 369 (1863) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; ENGL., *l.c.*, éd. 2, 19A : 321 (1931) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 182 (1944).

TYPE : *MacGillivray 14*, Ilôts Hope, Queensland, Australie, 18 Jul. 1848 (holo-, K !).

Arbuste ou arbre sempervirent (rarement caducifolié) pouvant atteindre 15 m de haut. Feuilles 15-45 cm de long, 7-15 (-18) folioles, glabres à pubescentes, plus claires sur la face inférieure. Folioles obliques à la base (rarement subéquilatérales), ovales-elliptiques à ovales-lancéolées, à apex aigu à aigu-acuminé, 3-15 cm de long sur 2-8 cm de large, leur taille croissant depuis la base jusqu'au sommet du rachis ; marge entière à crénelée ; pétiolules 2-5 (-7) mm.

Inflorescences en général terminales, ou terminale et axillaires en position subterminale sur le même axe, ou seulement axillaires, en panicule conique de (5-) 10-30 cm de long. Fleurs 4-mères (parfois 5-mères), portées par des ramifications d'ordre 2 à 4, sur des pédicelles de 1 à 3 mm de long, cylindriques, glabres ou un peu poilus ; boutons globuleux, 3-3,5 mm de diamètre ; fleurs ouvertes 5-8 mm de diamètre. Calice à 4 (5) lobes glabres ou avec quelques poils, triangulaires, aigus, 0,5 mm de long, portant une glande au dos. Pétales 4 (5), blanc-crème, souvent avec une grosse glande au sommet. Etamines 8 (10), à filets genouillés de 1 mm de long dans le bouton, 1,5-2 mm à l'anthèse et anthères jaunes ovoïdes de 1-1,5 mm de long, portant une glande sur le connectif. Gynophore très développé (sauf sur quelques cas de stérilité femelle ; voir pl. 2, fig. 10-11), 0,5-1 mm de haut, cylindrique et de diamètre 0,6 mm dans sa partie inférieure, le tiers supérieur enveloppant la base de l'ovaire, et couronné par une collerette de glandes. Ovaire quadrangulaire, 0,8-1 mm de haut et 0,8-0,9 mm de diamètre, à 4 (5) loges très visibles extérieurement et surmontées chacune d'une grosse glande très en relief, portant souvent elle-même un ou deux longs poils. Style épais et court (0,3-0,7 mm de haut), quadrangulaire, rétréci à la base, surmonté d'un stigmate très capité et lobé (parfois style très réduit et atténué à l'apex, stigmate presque invisible).

Fruit globuleux, rouge pourpre à noir à maturité, ponctué, 0,8 à 1 cm de diamètre ; 1 à 3 graines vertes.

DISTRIBUTION : voir Fig. 1.

NOTE : Le nombre de pièces florales est variable chez *C. brevistyla* : les fleurs sont le plus souvent 4-mères, mais les cas de fleurs 5-mères ne sont pas rares. L'affirmation d'OLIVER

(1861), selon laquelle les fleurs sont « souvent pentamères », ne me paraît pas fondée, et me surprend d'autant plus que je n'ai vu aucune fleur 5-mère sur le type.

Clef des variétés

1. Inflorescences terminales ou terminales et axillaires sur le même axe .... var. *brevistyla*
1'. Inflorescences toutes axillaires .... var. *papuana*

4 a. **Clausena brevistyla** Oliver var. **brevistyla**. — Fig. 2, *10-15*.

Inflorescences terminales, ou terminales et axillaires sur les mêmes rameaux.

Noms vernaculaires : Indonésie : Leki selok (Timor Est), h.nté'ér-rona (Flores).

4 b. **Clausena brevistyla** Oliver var. **papuana** (Lauterb.) J. F. Molino, *comb. nov.*

Clausena papuana Lauterb., Bot. Jahrb. Syst. 55 : 259 (1919) [1].
— *Clausena harmandiana* (Pierre) Pierre ex Guillaumin var. *papuana* (Lauterb.) T. Tanaka, J. Arn. Arb. 9 : 141 (1928).
Clausena halmaheirae Miq., Ann. Mus. Lugd.-Bat. 1 : 211 (1863), *syn. nov.* ; T. Tanaka, Meded. Rijksherb. 69 : 7 (1931). Lectotype (désigné ici) : *De Vriese & Teijsmann s.n.* Halmahera, Moluques, Indonésie, 1859-60 (L — N° *909.18-548*) ! ; iso-, L (4) !, K !).
— *Clausena brevistyla* Oliver var. *halmaheirae* (Miq.) Swingle, J. Wash. Acad. Sci. 30 : 82 (1940).

Type : *Schlechter 18476*, « In den Wäldern am Fusse des Bismarck-Gebirges, 150 m — blühend 24 Okt. 1908 », Papouasie-Nelle-Guinée (holo-, B, *delet.* ; iso-, K !).

Inflorescences toutes axillaires.

Noms vernaculaires : Indonésie (Halmahera) : O fafisuku ma gare-garehe.

5. **Clausena poilanei** J. F. Molino, *sp. nov.* — Fig. 3.

Species nova ob gynophorum in dimidio superiore dilatatum ovarii basim cingens inter species sectionis Clausenae *ponenda, sed petiolis subalatis et rhachibus conspicue alatis ab eis recedens.*

Typus : *Poilane 24510*, Grande forêt, alt. 1000 à 1100 m, col de Braïan, près de Djiring, Prov. du Haut Donaï, Annam méridional, Vietnam, 22 Mars 1934 (holo-, P).

Arbuste de 1 à 1,5 m de haut. Feuilles atteignant 40 cm de long, imparipennées à 15-19 folioles, avec un pétiole subailé et un rachis nettement ailé (la largeur des ailes varie de 1 mm à la base à 3 mm au sommet du rachis). Folioles alternes à subopposées, à base oblique (sauf la foliole terminale, qui est symétrique), subsessiles, glabres ou à nervation principale un peu poilue sur la face inférieure, petites (1,6-2,2 × 3-8 cm) ; leur taille varie peu entre la base et le sommet du rachis (seule la paire basale est notablement plus petite que les autres).

1. Tanaka (1930*b*) donne : *C. papuana* Warb., Bot. Jahrb. 13 : 340 (1891), avec pour type : *Warburg 20123*, Seram-laut, Moluques, Indonésie (B). Cet échantillon a aujourd'hui disparu, et la référence donnée par Tanaka est fausse : il n'y a rien concernant cette espèce dans l'article de Warburg qu'il cite.

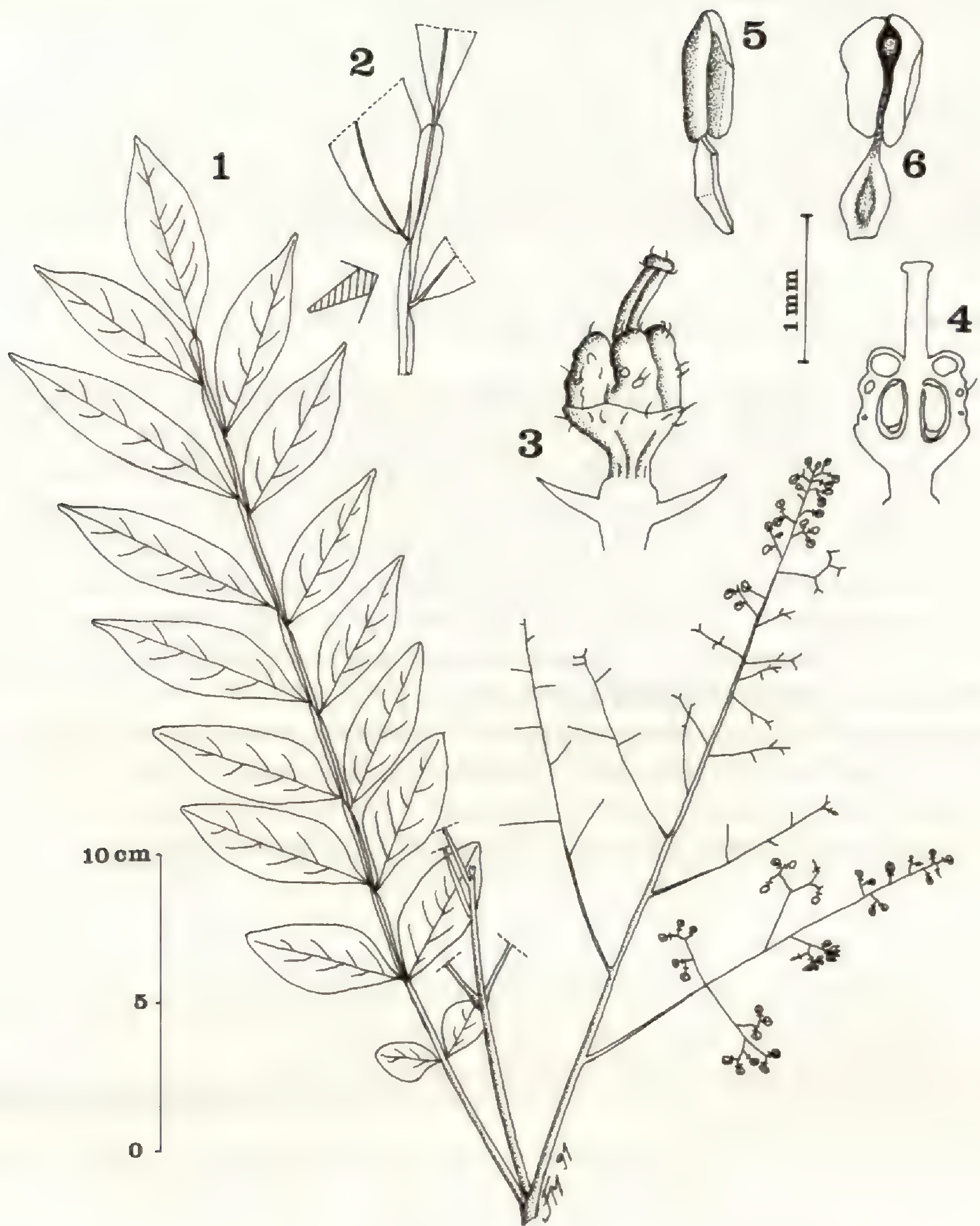


Fig. 3. — **Clausena poilanei** J. F. Molino : **1**, rameau fleuri (1 seule des 5 feuilles est représentée) ; **2**, détail du sommet du rachis ; **3**, pistil à l'anthèse (calice en silhouette) ; **4**, le même en coupe long. ; **5-6**, étamine prise dans un bouton (profil et dos). (*Poilane 24510,* P).

Inflorescence en panicule terminal bien développé, conique, de 30 cm de haut, dont les axes sont pubescents. Pédicelles floraux poilus, 1,5-2,5 mm de long. Fleurs petites (3 mm de diam. en bouton, 6-8 mm de diam. épanouies). Sépales 4, aigus, poilus à l'extérieur et portant une grosse glande au dos. Pétales 4, blanc-verdâtres, ponctués de glandes à essence (et une grosse glande sommitale), avec quelques poils au dos. Etamines 8 ; filets genouillés, aplatis et concaves à la base, subulés vers l'apex, 2 mm de long ; anthères ovoïdes, 1 mm de long, jaunes,

avec une grosse glande sur le connectif. Gynophore 0,5-0,7 mm de haut, subcylindrique et 0,3-0,5 mm de diam. dans sa partie inférieure, dilaté, enchâssant la base de l'ovaire et avec quelques poils dans sa partie supérieure. Ovaire globuleux, 0,7-0,8 mm de haut et 1 mm de diam., glanduleux, portant quelques poils, à 4 loges biovulées ; chaque loge est surmontée d'une grosse glande en relief ; ovules superposés à subcollatéraux. Style fin et long, sans épaississement ni rétrécissement à la jonction avec l'ovaire, 0,7-0,8 mm de long et 0,15-0,2 mm de diam., quadrangulaire, et surmonté d'un stigmate un peu capité de 0,25 mm de diamètre.

Fruit non vu.

Espèce connue seulement par le type, récolté en sous-bois de « grande forêt » d'altitude.

NOTES : Avec ses feuilles à nombreuses folioles, ses inflorescences terminales, ses fleurs tétramères et son gynophore engainant l'ovaire, cette espèce pourrait à première vue être rapprochée de *C. excavata*. Mais le rachis est ici nettement ailé, les lobes du calice sont très échancrés et le style est fin et bien différencié de l'ovaire, donc vraisemblablement caduque.

La forme générale du pistil évoque bien plus certains *C. brevistyla* de Nouvelle-Guinée, de même que la présence d'une grosse poche à huile essentielle au sommet de chacun des organes floraux. Mais le style est ici beaucoup plus fin, plus long, non rétréci à la base, le stigmate moins développé, le gynophore ne présente pas la couronne de glandes caractéristique de l'espèce australe, et le rachis des feuilles est ailé.

Ce dernier caractère n'est présent que chez *C. luxurians* et dans une moindre mesure, chez *C. wallichii*, qui appartiennent tous deux à la section *Axillanthus*.

6. **Clausena harmandiana** (Pierre) Pierre ex Guillaumin. — Fig. 2, *16-20*.

Notul. Syst. (Paris) 1 : 219 (1910) ; GUILLAUMIN, *in* LECOMTE, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 662, *fig. 70 (4-5)* (1911) ; CRAIB, Fl. Siam. Enum. 1 (2) : 232-233 (1926) [1] ; T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; T. TANAKA, Meded. Rijksherb. 69 : 7 (1931) ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citr. Ind. 1 : 177, 182 (1944) ; BACKER & BAKH. f., Fl. Java 2 : 104 (1965).

Glycosmis harmandiana PIERRE, Fl. Forest. Cochinch., *pl. 285* (1893).

Glycosmis cambodiana PIERRE, *l.c.*, *syn. nov.* Type : *Pierre 832*, Knang Krepeuh, 1500 m, Cambodge, 1870 (holo-, P ! ; iso-, P !, MPU !).

— *Clausena cambodiana* (PIERRE) PIERRE ex GUILLAUMIN, Notul. Syst. (Paris) 1 : 219 (1910) ; T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; SWINGLE, *l.c.*

Clausena oliveri KOORD. ex BACKER, Schoolfl. Java : 185 (1911). Lectotype (désigné ici) : *Koorders 21863 β*, Kelapugung, Puger, Java Est, 1895 (BO ! ; iso-, BO (4) !).

Clausena hirta RIDLEY, J. Fed. Mal. Stat. Mus. 10 (2) : 85 (1920), *syn. nov.* Type : *Kloss 7035*, Tasan, Phuket, Thailande, sans date (holo-, K ! ; iso-, K !).

Clausena harmandiana (PIERRE) GUILLAUMIN var. *contracta* T. TANAKA, Meded. Rijksherb. 69 : 7 (1931). Type : *Horsfield 3*, Java, 1802-1818 (holo-, K ! ; iso-, K !, BM !).

TYPE : *Harmand s.n. (Hb. Pierre 3875)*, Cambodge (holo-, P ! ; iso-, MPU !).

1. CRAIB (1926) traite de *C. harmandiana* (Pierre) Guillaumin en faisant référence à des échantillons « anormaux » de *C. wallichii* Oliver (dont les deux syntypes de *C. guillauminii* T. Tanaka : *Kerr 8388 & 8782*. BM !, K !), et cite comme seul exemple de *C. heptaphylla* un échantillon de *C. harmandiana* (*Kerr 9918*. BM !, SING !). Par contre l'exemple de *C. wallichii* qu'il donne est correct (*Kerr 1027*. BM !, K !). Il a été induit en erreur par GUILLAUMIN (1910), lequel décrit en détail des collections de *C. wallichii* du Laos (Stung-Treng. *Thorel 2158*, P !, PNH !, et Nong-Kay. *Thorel s.n.*, P !) semblables à celles de KERR et les présente comme des formes de *C. harmandiana*.

Arbuste ou petit arbre 1-5 (-8) m, sempervirent. Feuilles glabres à densément pubescentes, 15-55 cm de long, 5-13 (-16) folioles inégales (les plus petites à la base du rachis, les plus grandes dans le 1/3 supérieur). Folioles ovales à ovales-lancéolées, base peu ou pas oblique, cunée à arrondie, apex aigu à acuminé, 3 × 2 cm à 25 × 15 cm ; marge entière à crénelée, parfois soulignée de brun ou de noir sur herbier ; limbes plus clairs dessous que dessus, abondamment ponctués par des glandes de taille très variable (0,05-0,3 mm de diamètre), le plus souvent de même couleur que le limbe, mais les plus grosses apparaissent parfois en brun ou noir (comme la marge, dans ce cas) sur exsiccata ; nervures saillantes sur la face inférieure, peu visibles et en creux sur la face supérieure (aspect gaufré). Pétiolules 2-4 mm de long, épais.

Inflorescences en panicules terminaux, coniques, en général très étroits et peu ramifiés sur la moitié supérieure, parfois très courts et compacts, 3-35 cm de long sur 2-25 cm de large. Fleurs subsessiles (pédicelles coniques de moins de 1 mm de long, le plus souvent 0,5 mm ou moins [1]), portées par des ramifications d'ordre 2 à 5 ; boutons globuleux, 3-4 mm de diamètre ; fleurs ouvertes 6-8 mm de diamètre. Calice à 5 lobes glabres ou un peu poilus, à marge ciliée, échancrés sur les 2/3 ou les 3/4 de leur longueur (0,8-1 mm), portant au dos une grosse glande. Pétales 5, blanc-crème, glanduleux, 3-4 mm de long. Etamines 10, à filets genouillés et anthères ovoïdes jaunes, avec une glande sur le connectif ; disque très épais (0,3-0,4 mm). Gynophore court (0,4-0,5 mm avant l'anthèse), lisse et convexe ; la séparation avec celui-ci est très visible extérieurement, au moins avant la fécondation, mais peut être masquée ensuite par le développement de glandes. Ovaire globuleux, 0,8-1 mm de haut sur 0,7-1,3 mm de diamètre à l'endroit le plus large (il est parfois plus large que haut), glanduleux, parfois avec quelques poils ; 5 loges descendant nettement dans le gynophore, souvent renflées au-dessus de ce dernier [2], chacune surmontée d'une grosse glande très en relief ; 2 ovules par loge, superposés à collatéraux. Style court (0,5-0,8 mm), épais (0,35-0,55 mm de diamètre), fortement rétréci à la base, 5-anguleux, surmonté d'un stigmate capité à 5 lobes.

Fruit globuleux 0,8-1 mm de diamètre, rouge-violet à maturité, contenant 1 à 3 graines vertes.

DISTRIBUTION : voir Fig. 1.

NOMS VERNACULAIRES : MALAISIE : Kasai. THAILANDE : Prông Fa.

CLAUSENA Burm. f. sect. **PIPTOSTYLIS** (Dalzell) J. F. Molino, *stat. nov.*

Piptostylis Dalzell, Kew Gard. Misc. 3 : 33 (1851).

ESPÈCE-TYPE : *Clausena indica* (Dalzell) Oliver.

Inflorescences terminales, en panicules ou en corymbes plus ou moins aplatis au sommet. Boutons floraux globuleux. Fleurs pentamères et ovaire isomère ou à nombre de loges variable. Pétales membraneux. Etamines à filets non genouillés et anthères globuleuses à ovoïdes.

1. SWINGLE (1944), dans sa description de *C. cambodiana*, écrit que les pédicelles font 4 à 6 mm de long. Il a manifestement, sur la photo du type qu'il a examinée, pris l'axe ultime de l'inflorescence pour le pédicelle.
2. PIERRE (1893), puis SWINGLE (1944, p. 187) ont cru voir dans ces 5 renflements une seconde rangée de glandes.

Gynophore très court (moins de 0,3 mm de haut) ou indistinct. Style épais et plus court à aussi long que l'ovaire.

7. **Clausena indica** (Dalzell) Oliver. — Fig. 2, *21-23*.

J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 36 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 505 (1875) ; Trimen, Handb. Fl. Ceyl. 1 : 221 (1893) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188, *fig. 108 (L-O)* (1896) ; Gamble, Fl. Madras 1 : 110 (1915) ; T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; Engl., *l.c.*, éd. 2, 19A : 321, *fig. 146 (L-O)* (1931) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 171, *fig. 27K* (1944) ; Gandhi, *in* Sald. & Nicols., Fl. Hassan Distr. : 383 (1976) ; B. C. Stone, *in* Dass. & Fosberg, Rev. Handb. Fl. Ceyl. 5 : 435 (1985).
Piptostylis indica Dalzell, Kew Gard. Misc. 3 : 33, *pl. 2* (1851).
Bergera nitida Thwaites, Enum. Pl. Zeyl. : 46 (1858). Type : *Thwaites 2421*, Sri Lanka (BM !, G !, K !, P !).

Type : *Dalzell 50*, Kanara, Karnataka, sans date (holo-, K ! ; iso-, K (3) !).

Arbuste ou petit arbre 1 à 7 m. Feuilles 10-30 cm de long, 7-13 folioles. Folioles ovales-lancéolées, obliques à la base, aigues-acuminées à l'apex, 3 × 1,7 cm à 8 × 3,5 cm, presque toutes semblables, sauf celles de la base qui sont plus petites ; pétiolules 2-4 mm ; marge serrulée à crénelée.

Inflorescence terminale, ou terminale et axillaire en position subterminale, en panicule plus ou moins allongé, souvent corymbiforme ; axes finement pubérulents ; pédicelles glabres, courts, 1 mm de long, parfois moins. Boutons globuleux à un peu pyriformes, 3 mm de diamètre. Calice à 5 lobes échancrés, 1 mm de long, glabres ou ciliés vers l'apex. Pétales 5, blancs ou verdâtres, 3-4 × 1,3-1,6 mm. Etamines 10, à filet aplati vers la base, subulé vers l'apex, peu ou pas genouillé, 1,5-2 mm de long ; anthères jaunes, ovoïdes à globuleuses, 0,7-1 mm de long (rarement globuleuses et moins de 0,5 mm de diamètre) ; une glande sur le connectif. Gynophore très court, souvent à peine visible, 0,1-0,2 mm de haut. Ovaire globuleux, papilleux, 0,6-1,4 mm de haut, avec 2 à 5 loges contenant chacune deux ovules collatéraux. Style épais, anguleux à subcylindrique, 0,5-0,6 mm de haut et 0,3-0,4 mm de diamètre. Stigmate peu différencié, parfois légèrement capité.

Fruit globuleux, glanduleux, 9-13 mm de diamètre, rose-rouge à maturité, avec 1 ou 2 graines vertes.

Distribution : voir Fig. 4.

Noms vernaculaires : Sri Lanka : Meegong-karapinchee-gass, Migon-karapincha (Cinghalais) ; Pannai, Purankainari (Tamoul).

Notes : Cette espèce, dans sa forme la plus caractéristique, est aisément reconnaissable par ses panicules corymbiformes.

J'ai observé quelques cas pour lesquels les anthères sont très réduites, ce qui pourrait représenter un début d'évolution vers une stérilité mâle. La figure accompagnant la diagnose originale de Dalzell montre d'ailleurs des étamines de ce type, qui ne semblent pas rares.

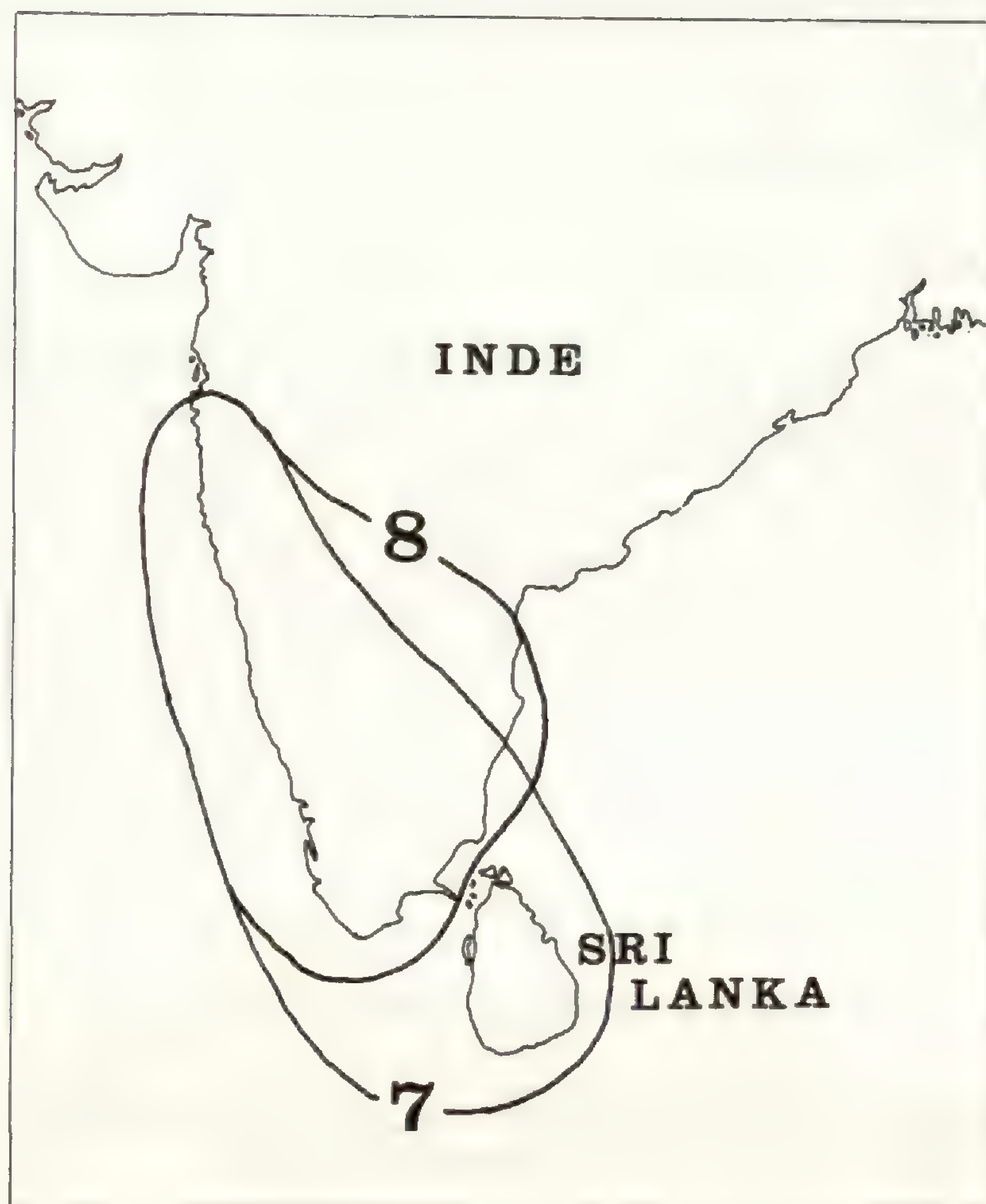


Fig. 4. — Distribution des espèces et variétés de **Clausena** sect. **Piptostylis** : **7**, *C. indica* ; **8**, *C. austroindica*.

8. **Clausena austroindica** B. C. Stone & N. K. Nair

Nordic J. Bot. (soumis en 1993).
Clausena heptaphylla auct. *non* (Roxb.) Steudel : Gamble, Fl. Madr. 1 : 110 (1915).

Type : *E. Vajravelu 49378*, Siruvani Estate, Palghat Distr., Kerala, alt. 925 m, 23.IV.1977 (holo-, CAL ; iso-, MH).

Arbuste ou petit arbre sempervirent, 3-10 m. Feuilles 8-40 cm de long, 5-9 folioles, pétiole et rachis térètes ou subailés (ailes d'au maximum 1,5 mm de large), glabres à pubérulents. Pétiolules 4-7 mm, térètes ou subailés. Limbes glabres, obovales à oblancéolés, symétriques ou un peu obliques (folioles latérales), atténués à la base, apex obtus à aigu-acuminé, 3-16 cm × 1,5-6 cm ; veines saillantes sur la face inférieure ; marge entière à crénelée-ondulée.

Panicules cymeux ou thyrsoïdes, terminaux ou subterminaux, 5-20 cm de long, axes pubérulents. Pédicelles 2-5 mm, glabrescents. Fleurs 5-mères. Calice à 5 lobes glabres ou à marge ciliée, avec une glande au dos. Pétales 3-5 mm de long, 1,5-2 mm de large, glanduleux, blancs. Etamines 10, à filets genouillés de 1,5-2,5 mm de long, à anthères oblongues, 1-1,5 mm de long, avec une glande sur le connectif. Gynophore 0,1-0,3 mm de haut (à l'anthèse),

subcylindrique. Ovaire subglobuleux, glanduleux-papilleux, 1-1,5 mm de haut, glabre ou avec quelques poils ; 5 (4) loges biovulées. Style court (0,5 mm), épais (0,4 mm de diamètre), cylindrique, caduc. Stigmate capité, un peu plus large que le style.

Fruit globuleux, 1,2 cm de diamètre, vert (immature ?).

DISTRIBUTION : voir Fig. 4.

NOTES : N. K. NAIR (comm. pers. 1991) a montré que GAMBLE (1915) a mal interprété *Clausena heptaphylla* (Roxb.) Steudel, puisqu'il y inclut plusieurs échantillons des Ghâts occidentaux de l'Inde qui appartiennent en réalité à la présente espèce. Par la suite, de nombreuses autres collections du Sud de l'Inde ont été également identifiées de la même manière, par comparaison avec les déterminations de GAMBLE.

La morphologie florale de cette espèce est, d'après la diagnose et les dessins que m'a fournis N. K. NAIR, identique à celle de *C. indica,* à ceci près que les inflorescences sont moins développées mais jamais en corymbe, et les ovaires sont en général isomères, alors qu'ils sont souvent (mais pas toujours) hypomères chez ce second taxon. En revanche, les feuilles sont notablement différentes, avec un rachis subailé et des folioles à base moins oblique et de taille très variable sur une même feuille.

CLAUSENA Burm. f. sect. **AXILLANTHUS** J. F. Molino, *sect. nov.*

A sectione Clausena *differt : inflorescentia elongata, paniculata terminalis vel racemosa axillaris. Gynophorum in dimidio superiore non tumidus nec ovarii basim cingens.*

SPECIES TYPICA : *Clausena anisata* (Willd.) Hook. f. ex Benth.

Inflorescences axillaires ou terminales. Fleurs tétramères ou pentamères, et ovaire isomère ou à nombre de loges variable. Boutons floraux globuleux à ovoïdes, mais jamais plus de 1,5 fois plus longs que larges. Pétales membraneux. Etamines à anthères globuleuses, elliptiques ou allongées, mais toujours moins de 2 fois plus longues que larges, et plus courtes que les filets à l'anthèse. Limite gynophore-ovaire peu nette ; gynophore en forme de sablier, régulièrement évasé sous l'ovaire (sans renflement) et n'enserrant pas la base de celui-ci. Style plus court ou au maximum aussi long que l'ensemble gynophore-ovaire.

9. **Clausena anisata** (Willd.) Hook. f. ex Benth. — Fig. 6, *1-2.*

in W. J. HOOKER, Niger Fl. (Fl. Nigrit.) : 256 (1849) « *Claussena* » [1] ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 189 (1896) ; ENGL., *in* ENGL. & DRUDE, Veg. Erde 9 : 758 (1915) ; ENGL., *in* ENGL. &

1. Au début de la *Flora Nigritiana* de J. D. HOOKER & G. BENTHAM, ce dernier précise quel est l'apport de chacun des deux auteurs à cet ouvrage. Il en ressort que J. D. HOOKER avait révisé tous les « Ordres » jusqu'aux *Leguminosae* (y compris donc les *Rutaceae*). Cependant, dans une note au bas de la page 253 (où débute le traitement des *Meliaceae*, qui précède celui des *Rutaceae*), il écrit : « *The characters and descriptions in this and the two following Orders are drawn up by myself from Dr. Hooker's Memoranda as well as from my own examination of the specimens (G. B.)* ». BENTHAM revendique donc sans aucune ambiguïté, bien que d'une manière critiquable quant à la forme (cette note eût dû être répétée au début du traitement de chaque famille), la paternité du chapitre sur les *Rutaceae*. Je remercie le Dr. J. B. GILLETT, de Kew, qui m'a signalé l'existence de cette note importante.

PRANTL, Nat. Pflanzenfam. éd. 2, 19A : 322 (1931) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCH., Citrus Ind. 1 : 183 (1944) ; KEAY, *in* HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. W. Trop. Afr. éd. 2, 1 : 686, *fig. 191* (1958) ; MENDONÇA, Fl. Zamb. 2 (1) : 191, *tab. 31* (1963) ; KOKWARO, Fl. Trop. E. Afr., *Rutaceae* : 49, *fig. 13* (1982).

Amyris anisata WILLD., Sp. Pl. éd. 4 (2) : 337 (1799).

— *Fagarastrum anisatum* (WILLD.) G. DON, Gen. Hist. 2 : 87 (1832), « *anisata* ».

— *Clausena anisata* (WILLD.) OLIVER, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 34 (1861), « *non* HOOK. f. », *nom. superfl.*

Amyris dentata WILLD., Sp. Pl. éd. 4 (2) : 337 (1799), *syn. nov.* Type : *Klein (Hb. Willd. 7293)*, Inde (« India orientali ») (holo-, B-W !) [1].

— *Icica ? dentata* (WILLD.) DC., Prodr. 2 : 78 (1825).

— *Clausena dentata* (WILLD.) M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) ; T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 227 (1930) ; ALSTON, *in* TRIMEN, Handb. Fl. Ceyl. 6 : 38 (1931) ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 230 (1937) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCH., Citrus Ind. 1 : 173 (1944) ; C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 (1) : 94 (1959) ; GANDHI, *in* SALD. & NICOLS., Fl. Hassan Distr. : 383 (1976) ; MATTHEW, Fl. Tamil. Carn. 3 (1) : 203 (1983) ; B. C. STONE, *in* DASS. & FOSBERG, Rev. Handb. Fl. Ceyl. 5 : 435 (1985).

— *Bergera koenigii* auct. *non* L. (1771) : WALLICH ex WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 96 (1834), *pro syn.* [2]

— *Clausena willdenowii* WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 96 (1834), *nom. superfl.* ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) ; OLIVER, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 32 (1861) ; HOOK. f., Fl. Brit. India 1 : 506 (1875) ; TRIMEN, Handb. Fl. Ceyl. 1 : 222 (1893) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; GAMBLE, Fl. Madras 1 : 110 (1915) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. éd. 2, 19A : 322 (1931).

Rhus obliqua THUNB., Fl. Cap. 2 : 224 (1818), « *obliquum* ». Type : Afrique du Sud, non vu.

Elaphrium ? inaequale DC., Prodr. 1 : 724 (1824). Type : *Burchell 3082*, région du Cap, Afrique du Sud (holo-, G-DC ! ; iso-, K !, L !, P !).

— *Amyris inaequalis* (DC.) SPRENGEL, Syst. Veg. 2 : 218 (1825).

— *Fagarastrum inaequale* (DC.) G. DON, Gen. Hist. 2 : 87 (1832).

— *Myaris inaequalis* (DC.) C. PRESL, Bot. Bemerk. : 40 (1845).

— *Clausena inaequalis* (DC.) BENTH., *in* W. J. HOOK., Niger Fl. (*Fl. Nigrit.*) : 256 (1849).

Amyris nana ROXB., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 249 (1832), *syn. nov.* (Hort. Bengal. : 28 (1814) *nom. nud.*). Lectotype (désigné ici) : *Roxburgh s.n.*, J. B. Calcutta (cult.) (BM !) [3].

— *Clausena nana* (ROXB.) WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 95, 96 (1834).

— *Clausena willdenowii* WIGHT & ARN. var. *nana* (ROXB.) HOOK. f., Fl. Brit. India 1 : 506 (1875).

— *Clausena dentata* (WILLD.) M. ROEMER var. *nana* (ROXB.) BALAKR., Bull. Bot. Surv. India 22 (1-4) : 173 (1980, publ. 1982).

Clausena pubescens WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 96 (1834). *syn. nov.* Lectotype (désigné par T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 227, 1930) : *Wight 328b*, Sri Lanka (GGO-GLAM).

— *Clausena willdenowii* WIGHT & ARN. var. *pubescens* (WIGHT & ARN.) HOOK. f., Fl. Brit. India 1 : 506 (1875).

— *Clausena dentata* (WILLD.) M. ROEMER var. *pubescens* (WIGHT & ARN.) T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 227 (1930) ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 230 (1937).

Clausena wightii M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846), *syn. nov.* Type : *Wight 329b*. Inde, non vu.

— *Clausena willdenowii* WIGHT & ARN. var. β : WIGHT & ARN., Prodr. 1 : 96 (1834).

Cookia dulcis BEDDOME, Madras J. Lit. Sci., ser. 2 (22) : 73 (1861). *syn. nov.* Lectotype (désigné par SWINGLE, *in* WEBBER & BATCH., Citrus Ind. 1 : 173, 1944) : *Beddome s.n.*, Mts Anaimalai, Kerala (K (*N° 9*) ! ; iso-, BM !).

1. Cf. note infrapaginale p. 143, à propos d' « *Amyris dentata* Blume ».

2. *Bergera koenigii* L., Mant. Pl. Alter. : 563 (1771) = *Murraya koenigii* (L.) Sprengel, Syst. Veg. 2 : 315 (1825).

3. ROXBURGH décrit *Amyris nana* comme étant une espèce originaire des Moluques (« *Amboyna 1798* » dans l' « Hortus Bengalensis »). Mais le seul herbier de ROXBURGH portant ce nom d'espèce que j'aie retrouvé (le lectotype cité ici), de même que les collections de WALLICH du Jardin Botanique de Calcutta pareillement identifiées (*Wallich 8507*, BM !, K !, P !) appartiennent tous indiscutablement à la seconde espèce, qui est absente des Moluques. Il s'agit donc probablement d'une erreur de ROXBURGH quant à l'origine de sa plante.

— *Clausena willdenowii* WIGHT & ARN. var. *dulcis* (BEDDOME) BEDDOME, Fl. Sylv. S. India : 45 (1871).
— *Clausena dentata* (WILLD.) M. ROEMER var. *dulcis* (BEDDOME) SWINGLE, J. Wash. Acad. Sci. 28 : 532 (1938).

Clausena anisata (WILLD.) BENTH. var. *mollis* ENGL., Pflanzenw. Ost-Afrikas C : 228 (1895). Type : *Stuhlmann 1162*, Bukoba, Tanzanie, 28 Nov. 1890 (holo-, B, *delet.* ; iso-, K !).

Clausena anisata (WILLD.) BENTH. var. *mollis* A. CHEV., Explor. Bot. Afrique Occ. Franç. 1 : 101 (1920). Syntypes : *Chevalier 12292*, *12513*, *12646*, *13267bis* et *14662*, Guinée, 1905, non vus.

Clausena inaequalis (DC.) BENTH. var. *abyssinica* ENGL., Pflanzenw. Ost-Afrikas C : 229 (1895). Type : *Volkens s.n.*, Kilimandjaro, Tanzanie, 2700 m, 1891 (holo-, B, *delet.* ; iso-, K !).
— *Clausena abyssinica* (ENGL.) ENGL., *in* ENGL. & DRUDE, Veg. Erde 9 : 757 (1915).

Clausena anisata (WILLD.) BENTH. var. *multijuga* WELW. ex HIERN, Cat. Afr. Pl. 1 : 116 (1896), *syn. nov.* Syntypes : *Welwitsch 1320*, chute de Capopa, forêt de Quilombo Quiacatubia, alt. 650 m, Golungo Alto, Angola, Nov. 1855 (BM !, P !) ; *Welwitsch 1321*, Pedra Cazella, Pungo Andongo, IV. 1857 (BM !).

Clausena anisata (WILLD.) BENTH. var. *pubescens* ENGL., Bot. Jahrb. Syst. 28 : 413 (1900). Type : *Goetze 188*, Mts Uluguru, 1200 m, Tanzanie, 1898 (holo-, B, *delet.* ; iso-, K !).

Clausena bergeyckiana DE WILD. & T. DURAND, Bull. Herb. Boiss., sér. 2 (1) : 743 (1901), *syn. nov.* Type : *J. Gillet 1527*, entre Dembo et Kisantu, Zaïre, Oct. 1900, non vu.

Clausena pobeguinii POBÉG., Essai Fl. Guinée Franç. : 318 (1906) (« *pobeguini* »). Type : *Pobéguin 118*, Timbo, Guinée, 1900 (holo-, P ! ; iso-, P !).

Clausena dunniana A. LÉVEILLÉ, Feddes Repert. 11 : 67 (1912), *syn. nov.* Lectotype (désigné par SWINGLE, J. Wash. Acad. Sci. 30 (2) : 82, 1940) : *J. Cavalerie 1072*, Pingba (Pin-Fa), Guizhou, Chine, 18 Juin 1903 (E ; iso-, K ! ? : cet éch. porte deux étiquettes, l'une correspondant au type, l'autre à *Cavalerie 1028*, récolté le 3 Juin 1903 au même endroit).
— *Clausena dentata* (WILLD.) M. ROEMER var. *dunniana* (A. LÉVEILLÉ) SWINGLE, J. Wash. Acad. Sci. 30 : 82 (1940).

Clausena dentata (WILLD.) M. ROEMER var. *robusta* T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930), *syn. nov.* ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 230 (1937). Lectotype (désigné ici) : *Henry 11914D*, Yunnan (K !) ; syntype : *Henry 13032*, Yunnan, non vu (K, *fide* T. TANAKA).
— *Clausena dunniana* A. LÉVEILLÉ var. *robusta* (T. TANAKA) C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 16 (2) : 85 (1978).

Clausena dentata (WILLD.) M. ROEMER var. *henryi* SWINGLE, J. Wash. Acad. Sci. 30 : 81 (1940), *syn. nov.* Lectotype (désigné ici) : *Henry 4122*, Yichang, Hubei, Mai 1888 (K ! ; iso-, BM !) ; syntypes : *Henry 3127*, même lieu, Fév. 1887 (K !, BM !, P !) ; *Henry 13028bis*, sans lieu ni date — SWINGLE donne Yichang comme lieu de récolte, mais l'échantillon *Henry 13028* (K !), qui est un « *C. dentata* (WILLD.) M. ROEMER var. *robusta* T. TANAKA », a été collecté dans le Yunnan, à Simao) (K !).
— *Clausena henryi* (SWINGLE) C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 94 (1959).

Clausena odorata C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 92., *pl. VII* (1959), *syn. nov.* Type : *Sino-Rossica Exp. Prop. Yunn. IV 6086*, forêt sur le mont Lung-tan, Maikiang-hsien (Talong), alt. 1800 m, Yunnan, 1955 (holo-, PE !).

Clausena vestita D. D. TAO, Acta Phytotax. Yunnan. 6 (1) : 73 (1984), *syn. nov.* Type : *S. W. Yu & Q. T. Zhang 257*, vallée sèche en savane arborée, Lijiang Ndagu, alt. 1900 m, Yunnan, Mai 1981 (holo-, KUN).

TYPE : *Isert (Hb. Willd. 7292)*, Ghana (« Guinea ») (holo-, B-W !).

Arbuste ou arbre sempervirent (parfois à croissance rythmique et feuilles caduques en zones à forte saisonnalité), atteignant 10 m de haut. Feuilles (5-) 9-27 (-37) folioles, (5-) 15-50 (-75) cm de long, glabres à densément poilues (surtout sur la face inf.), souvent très aromatiques (parfois à odeur anisée). Folioles ovales à ovales-lancéolées, 1,8-15 × 1-6,5 cm, base oblique, apex obtus à aigu-acuminé, parfois émarginé, marge entière à crénelée ou subdentée, pétiolules 1-4 mm.

Inflorescences axillaires, (1-) 10-35 cm de long, en panicule le plus souvent assez lâche, parfois racémiforme, plus court ou aussi long, rarement plus long, que la feuille axillante. Fleurs portées par des ramifications d'ordre 1 à 3, rarement 4 ; axes pubescents à hirsutes. Boutons globuleux 3-4 mm de diamètre, fleurs ouvertes de 6 à 8 mm de diamètre, 4-mères (exceptionnellement 5-mères). Pédicelles longs (2-7 mm), glabrescents à densément hirsutes. Calice à 4 lobes très échancrés, souvent étroits et entièrement libres, aigus et triangulaires à obtus, 0,7-1 mm de long sur 0,2-0,4 mm à la base, pubescents à hirsutes à l'extérieur. Corolle à 4 pétales blanc-crème à blanc-verdâtres, glabres ou rarement un peu poilus à l'extérieur, ovales-elliptiques, glanduleux, 3-6 mm de long. Etamines 8, à filet épaissi à la base et subulé vers l'apex, un peu genouillé, et à anthères jaunes, 0,6-1 mm de long, ovales-elliptiques. Gynophore en forme de sablier, 0,5-1 mm de haut, 0,4-0,5 mm de diamètre en son point le plus étroit. Ovaire le plus souvent quadrangulaire et allongé, parfois conique, rarement subglobuleux, 0,9-1,1 mm de haut et 0,7-0,9 mm de diamètre, glabre à densément hirsute, lisse ou un peu glanduleux ; 4 loges (parfois 3 ou 2), chacune en général surmontée d'une petite glande ; 2 ovules par loge, superposés ou plus ou moins collatéraux. Style aussi long ou plus long que l'ovaire, 0,8-1,5 mm de haut et 0,15-0,35 mm de diamètre, quadrangulaire ou cylindrique, sans rétrécissement à la base, parfois replié en « z » dans le bouton, rarement poilu sur le tiers inférieur. Stigmate en général de même diamètre ou un peu capité.

Fruit globuleux à ovoïde, rouge à violet-noir à maturité, 0,8-1,5 cm de long, rarement parsemé de poils hirsutes, contenant 1 à 3 graines à tégument brun-vert.

DISTRIBUTION : voir Fig. 5a.

NOMS VERNACULAIRES : AFRIQUE DU SUD : Basternieshout. CAMEROUN : Nunumba. COTE D'IVOIRE : Abouvam. ETHIOPIE : Emidtcho, Lemedch. GHANA : Amit(s)i, Ayira, Duawonsi, Eduasid, Kpadeba tso, Kpaliba tso, Samandua, Samanobere, Samanyobli, Sesandua, Tontod tso. GUINEE : Soyamba. INDE : Aanai chedi, Ana elley, Kariveppila, Kattuvaeppilai, Kattukkarivaeppilai, Mor kurangi, Nana, Potti, Sedemnyok, Terhilnyok. NEPAL : Madanay. NIGERIA : Fulfulde Kachukachu. SIERRA LEONE : Eyante. SRI LANKA : Ganda-pana, Weda-pana, Etkara-bembiya. TANZANIE : Kilengue. VIETNAM : Chuin hôi.

NOTES : *C. anisata*, au sens large défini ici, est le seul représentant africain de la tribu des *Clauseneae*, qui est très centrée sur l'Asie du Sud-Est (il est aussi le seul membre de la sous-famille des *Aurantioideae* à être présent à la fois en Asie et en Afrique).

Outre cette étonnante distribution, ce taxon a la particularité d'être beaucoup plus polymorphique en Afrique qu'en Asie.

Ce tableau résulte vraisemblablement d'une invasion récente (au cours d'une des dernières périodes interglaciaires) du continent africain [1], suivie d'une « expansion morphogénétique » encore en cours.

L'épithète *anisata* a été préférée à *dentata* (*Amyris dentata* Willd. et *A. anisata* Willd. ont été publiés simultanément) pour des raisons de stabilité nomenclaturale :

— l'usage du binôme *C. anisata* est généralisé en Afrique depuis longtemps et les collections africaines, portant presque toutes ce nom, sont beaucoup plus nombreuses que les collections asiatiques.

1. Cf. EIG (1931), MEHER-HOMJI (1965) et BLASCO (1971), à propos de l'élément floristique « Soudano-Deccanien » ou « Soudano-Rajasthanien ».

— en Asie, le binôme *C. willdenowii*, notamment, a longtemps été utilisé, ce qui a laissé des traces dans la littérature comme dans les herbiers.

Clef des variétés

1. Ovaire conique (avant ou à l'anthèse), sans séparation visible avec le style, qui est fin et plus long que l'ovaire ; feuilles caduques.. var. *paucijuga*
1'. Pistil autrement que ci-dessus ; feuilles persistantes ou rarement caduques........... var. *anisata*

9 a. **Clausena anisata** (Willd.) Hook. f. ex Benth. var. **anisata**. — Fig. 6, *1*.

Pédicelles floraux atteignant rarement 4 mm de long. Ovaire quadrangulaire (ou rarement sugloboïde, ou triangulaire quand il est à 3 loges). Loges surmontées d'une glande. Style de moins de 1 mm de long et de plus de 0,3 mm de diamètre.

9 b. **Clausena anisata** (Willd.) Hook. f. ex Benth. var. **paucijuga** (Kurz) J. F. Molino, *comb. nov.* — Fig. 6, *2*.

Clausena suffruticosa (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel var. *paucijuga* Kurz, J. As. Soc. Beng. 44 (3) : 133 (1875).

Amyris suffruticosa Roxb., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 250 (1832) (Hort. Beng. : 28 (1814), « *Amyris fruticosa* », *nom. nud.*). Type : cultivé au Jard. Bot. de Calcutta ; non vu.

— *Clausena suffruticosa* (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 378 (1840) ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) ; Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 33 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 506 (1875) ; Engl. *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 189 (1896) ; Engl., *l.c.*, éd. 2, 19A : 322 (1931) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 191 (1944).

Clausena longipes Craib, Bull. Misc. Inf. 1926 : 340 (1926), *syn. nov.* Lectotype (désigné ici) : *Kerr 5486A*, Mae Hong Son, Mae Lan, Thailande, alt. 700 m, 1921 ? (BM !).

— *Clausena dentata* (Willd.) M. Roemer var. *longipes* (Craib) T. Tanaka, Bull. Soc. Bot. France 5 (4) : 709 (1928) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 230 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 174 (1944).

Néotype (désigné ici) : *Kerr 10468*, Wangka, Kambury, alt. ca. 200 m, 8.2.1926 (P ! ; iso-, BM !, K !, L !).

Pédicelles floraux de 5 à 12 mm de long. Ovaire conique et atténué vers le style dans le bouton. 2 à 4 loges sans glandes apicales. Style de 1 à 2,2 mm de long et de 0,15 à 0,25 mm de diamètre. Fruit rose ou orange à maturité.

10. **Clausena sanki** (Perrottet) J. F. Molino, *comb. nov.* — Fig. 6, fig. *3-5*.

Illicium sanki Perrottet, Cat. Pl. Intr. Colon. : 33 (1824), « *san-ki* », *quoad plantam sine fructu.*

Cookia anisata Desf., Tabl. Ecole Bot., éd. 3 : 235, 406 (1829), *syn. nov.* Type : Cultivé sous serre au Jardin du Roy à Paris (« H. p. — Manill. — Cald. »), aujourd'hui disparu (voir note ci-dessous).

Cookia anisum-olens Blanco, Fl. Filip. ed. 1 : 359 (1837), « *anisum olens* » ; Blanco, Fl. Filip. ed. 2 : 253 (1845), « *anisodora* » ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 46 (1846), « *anisodora* ». Néotype : *E. D. Merrill (Species Blancoanae) 1012*, Rizal Province, Luzon, Philippines, 1916 (PNH, *delet.* ; iso-, BM, BO !, P !).

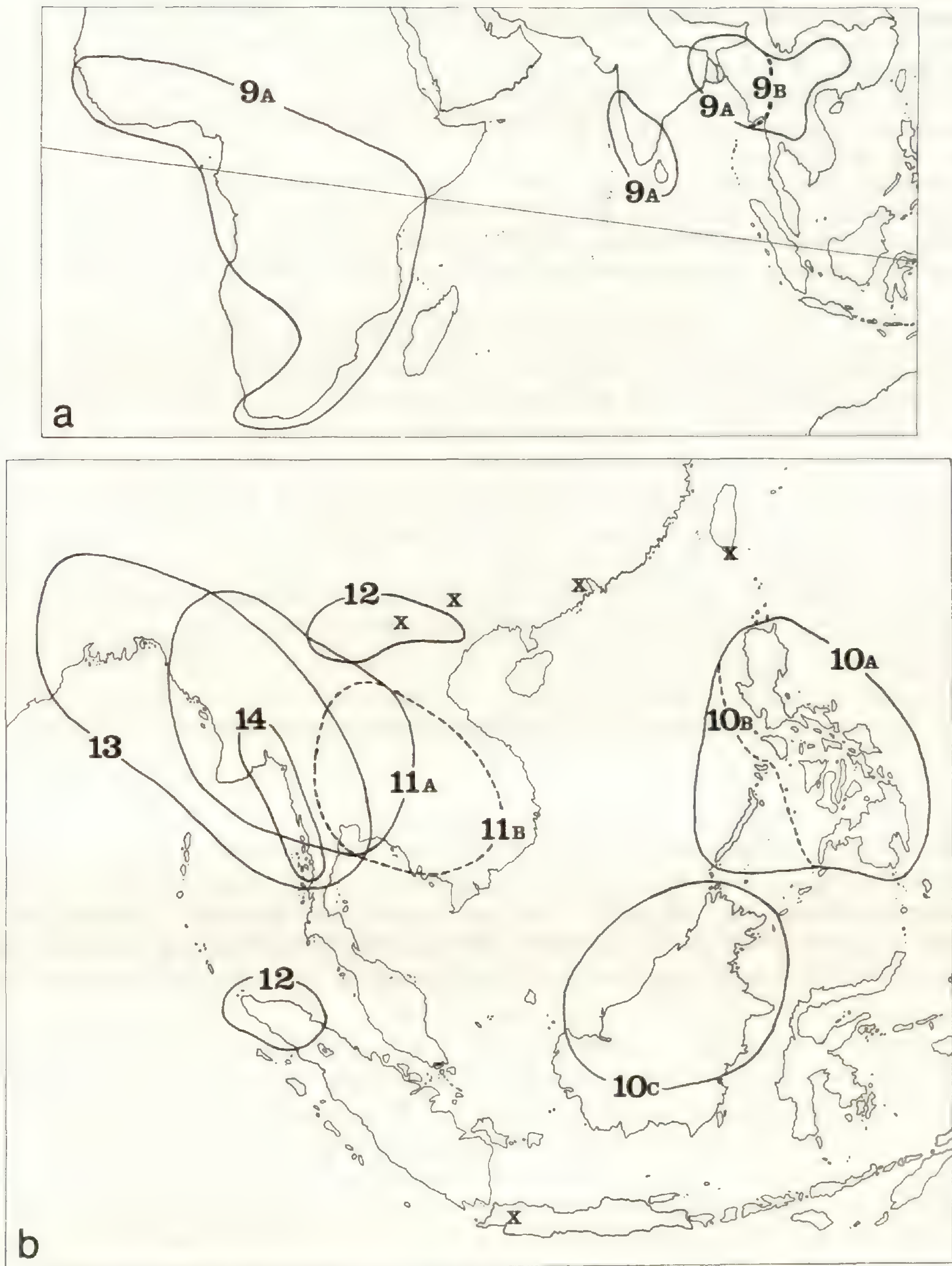


Fig. 5 (a & b). — Distribution des espèces et variétés de **Clausena** sect. **Axillanthus**. **5a : 9A**, *C. anisata* var. *anisata* ; **9B**, *C. anisata* var. *paucijuga*. — **5b** : **10A** et **X** (introduit et/ou naturalisé), *C. sanki* var. *sanki* ; **10B**, *C. sanki* var. *mollis* ; **10C**, *C. sanki* var. *calciphila* ; **11A**, *C. wallichii* var. *wallichii ;* **11B**, *C. wallichii* var. *guillauminii* ; **12**, *C. engleri* ; **13**, *C. heptaphylla* ; **14**, *C. luxurians*.

— *Clausena anisum-olens* (Blanco) Merr., Bur. Gov. Lab. (Publ.) 17 : 21 (1904) ; Merr., Sp. Blancoan. : 201 (1918) ; Brown, Dept. Agr. Nat. Res., Bur. For. Bull. 22 (2) : 212, *fig. 71* (1921) ; Merr., Enum. Philip. Fl. Pl. 2 : 337 (1923) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. éd. 2, 19A : 322 (1931) ; T. Tanaka, Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa 22 : 422 (1932) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 179-181, *fig. 27-M* (1944) ; Quis., Medic. Pl. Philip. : 456 (1951).

Clausena warburgii Perkins, Fragm. Fl. Philip. : 162 (1905). Type : *Warburg 13370*, Batulan, Zambales Prov., Luzon (PNH, *delet.*).

Clausena grandifolia Merr., Philip. J. Sci., C (Bot.) 9 : 294 (1914), *syn. nov.* Type : *E. D. Merrill 9544*, Mt. Capuas, Palawan, alt. 800 m, 1913 (holo-, PNH ! ; iso-, BO !, K !, US).

Clausena todayensis Elmer, Leafl. Philip. Bot. 8 (115) : 2805 (1915). Type : *A. D. E. Elmer 10530*, Todaya (Mt. Apo), District of Davao, Mindanao, 1500 ft., May 1909 (holo-, PNH ! ; iso-, BM !, BO !, L !, P !).

Clausena loheri Merr., Philip. J. Sci. 27 (1) : 27 (1925). Type : *Loher 12110*, Montalban, Rizal Prov., Luzon, sans date (holo-, PNH, *delet.*) ; paratype : *Loher 13286*, même localité, 1915 (PNH, *delet.*, P !).

Clausena laxiflora Quis. & Merr., Philip. J. Sci. 37 : 154 (1928). Lectotype (désigné par Swingle, 1944) : *Ramos & Edaño 48983 (Bur. Sci.)*, Mati, Davao Prov., Mindanao, 27 Apr. 1927 (UC ; iso-, BO !) ; le paratype *Ramos & Edaño 49087 (Bur.Sci.)* (SING !) n'est pas un *Clausena*.

Clausena emarginata C. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 8 : 93 (1959), *pl. VIII* (2), *syn. nov.* Type : *C. W. Wang & Y. Liu 89323*, Jar-gei, Foo-ning-hsien, Yunnan, alt. 600 m, Mai 1940 (holo-, PE !).

Clausena excavata auct. *non* Burm. f. (1768) : Fern.-Vill., Novis. App. : 37 (1880).

Clausena indica auct. *non* (Dalzell) Oliver (1861) : S. Vidal, Sin. Atl. : 18, *tab. 25, fig. H* (1883) ; C. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 8 : 91 (1959).

Clausena palawanensis Elmer, Leafl. Philip. Bot. 10 (136) : 3781 (1939), *descr. anglic. solum. A. D. E. Elmer 13147*, Mt. Pulgar, Puerto Princesa, Palawan, May 1911 (G !).

Clausena minor C. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 8 : 92 (1959), *nom. tant. in commentario sinico pro C. emarginata C. C. Huang.*

Néotype (désigné ici) : *E. D. Merrill 1791*, Benguet Subprov., Luzon, May 1914 (PNH ! ; iso-, BM !, BO !, P !, PE !, SING !).

Arbuste ou arbre sempervirent, 2-15 m de haut. Feuilles 7-13 (-19) folioles, 20-55 (-100) cm de long, glabres ou villeuses. Folioles ovales ou ovales-lancéolées à lancéolées, aigues-acuminées vers l'apex, celui-ci étant souvent émarginé ou obtus ; base oblique, marge entière à ondulée ou crénelée, 3 × 1 cm à 25 × 10 cm, les plus grandes vers le sommet du rachis, glabres avec de rares poils sur les nervures principales, ou entièrement villeuses, nervures proéminentes (et apparaîssant rouges sur herbiers) sur la face inférieure, peu visibles et en creux sur la face supérieure (aspect gaufré), pétiolule 1-5 mm.

Inflorescence en panicule terminal (rarement inflorescences terminale et axillaires, en position subterminale, sur un même axe), conique, 6-40 cm de long, lâche mais bien ramifié (les fleurs sont portées par des ramifications d'ordre 3 à 6), axes pubescents à hirsutes. Fleurs de 6 à 8 mm de diamètre, boutons globuleux 3-3,5 mm de diam. Pédicelles courts (0,3-2 mm), souvent coniques, glabres ou avec quelques poils ou hirsutes. Calice à 5 lobes courts, 0,5-1 mm de long, glabres ou un peu poilus ou hirsutes à l'extérieur, échancrés sur plus de la moitié de leur longueur. Pétales 5, blanc-verdâtres, ovales-elliptiques, membraneux, 4-5 mm de long. Etamines 10, à filet genouillé et anthères jaunes, ovales-elliptiques. Pistil 2 mm de haut. Gynophore 0,3-0,5 mm de haut, 0,4-0,5 mm de diamètre en son point le plus étroit (au centre). Ovaire globuleux ou un peu anguleux (à section pentagonale), 0,9-1 mm de haut et 0,8-1 mm de diamètre, glabre, lisse ou finement glanduleux, souvent atténué vers l'apex dans le bouton ; 5 loges, chacune surmontée d'une glande en général petite et incluse dans une excroissance de l'ovaire (donc visible seulement en coupe), rarement différenciée de l'ovaire et à paroi

translucide ; 2 ovules par loge, plus ou moins superposés ; style épais, 0,9-1,1 mm de haut et 0,4-0,5 mm de diamètre, rétréci à la base, 5-angulaire, souvent renflé en son centre, stigmate en général un peu capité et à 5 lobes.

Fruit globuleux (rarement ovoïde), blanc-vert puis rose à maturité, glanduleux, 0,8-1,6 cm de diamètre, contenant 1 (-3) graine(s) à tégument vert.

DISTRIBUTION : voir Fig. 5b.

NOTES : Dans la diagnose originale de *Illicium sanki*, PERROTTET décrit le fruit de la badiane (*Illicium verum* Hook. f., *Illiciaceae*, une espèce chinoise), importé et vendu sur un marché de Manille, et l'appareil végétatif de *C. sanki*, cultivé dans des jardins de la même ville (ROBINSON, 1908 ; MERRILL, 1923 ; SMITH, 1947 ; MOLINO, 1991).

Il n'y a pas d'herbiers correspondant aux deux éléments décrits par PERROTTET, mais une enquête a montré que cet auteur rapporta, en 1821, au moins un *Clausena sanki* vivant de Manille au Jardin des Plantes à Paris (« *Hortus Parisiensis* »), où DESFONTAINES le baptisa en 1829 *Cookia anisata* (MOLINO, 1991). Ce type vivant a aujourd'hui disparu.

Illicium sanki Perrottet bénéficie également de l'antériorité sur *I. verum* Hook. f., mais l'anis étoilé est connu sous ce dernier nom dans toutes les pharmacopées et les listes normatives nationales et internationales. Compte tenu de l'importance économique de cette espèce, changer ce nom eût causé un trouble certain.

La création de la nouvelle combinaison *Clausena sanki* permet en outre de désigner pour cette espèce un meilleur type que celui de *C. anisum-olens*, qui est stérile et a disparu de PNH.

Sur l'holotype de *Clausena emarginata* C. C. Huang, l'inflorescence que HUANG a décrite comme axillaire est en réalité terminale, sur un rameau court défeuillé.

CLEF DES VARIÉTÉS

1. Feuilles, axes de l'inflorescence et calices couverts de poils jaune-doré hirsutes .... var. *mollis*
1'. Feuilles, axes de l'inflorescence et calices glabres ou un peu poilus ; poils blancs et mous 2
   2. Fruit de plus de 1,5 cm de diamètre ; feuilles atteignant 1 m et 19 folioles..... var. *calciphila*
   2'. Fruit de 1 cm de diamètre ou moins ; feuilles ne dépassant pas 50 cm et 15 folioles. var. *sanki*

10 a. **Clausena sanki** (Perrottet) J. F. Molino var. **sanki**. — Fig. 6, *3*.

Plante presque entièrement glabre, avec de rares poils sur les nervures principales des folioles, l'inflorescence et le calice. Le nombre de folioles est en général de 7 à 13, et atteint rarement 15. Le fruit atteint 1 cm de diamètre.

NOMS VERNACULAIRES : PHILIPPINES : Anis, Cayomanis, Dayap-dayapan, Kalomáta, Kamañgianis, Kandulong, Kayumánis, Maisipaísien Subánun (Luçon) ; Salab (Marinduque) ; Anopop, Danglais, Dangolais (Mindanao) ; Gamút salaygán (Mindoro).

10 b. **Clausena sanki** (Perrottet) J. F. Molino var. **mollis** (Merr.) J. F. Molino, *comb. et stat. nov.* — Fig. 6, *4-5*.

Clausena mollis MERR., Philip. J. Sci., sect. C, Bot. 5 (3) : 181 (1910).
Clausena sp. : OLIVER, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 35 (1861). *Cuming 1872*, Philippines (K !).

Type : *Curran & Merritt 16530 (For. Bur.)*, Bontoc, Luzon, alt. 1000 m, 21 Jan. 1909 (holo-, PNH ! ; iso-, BO !).

Toutes les parties de la plante, sauf les pétales, les étamines et le pistil sont couverts d'une pilosité dense, veloutée et jaune-dorée. De plus, le nombre de folioles, généralement de 11-15, peut atteindre 19.

10 c. **Clausena sanki** (Perrottet) J. F. Molino var. **calciphila** (B. C. Stone) J. F. Molino, *comb. et stat. nov.*

Clausena calciphila B. C. Stone, Fed. Mus. J. 23 : 111 (1978).

Type : *Erwin & Paul S. 27430*, Bukit Pait, Padawan, à 38 miles de Kuching, Sarawak, 150 m alt., 2 Mars 1969 (holo-, SAR).

Feuilles à 11-19 folioles, très développées, atteignant jusqu'à 1 m de long. Fruit ovoïde, 1,5-1,6 × 1-1,1 cm.

11. **Clausena wallichii** Oliver. — Fig. 6, *6-11*.

J. Linn. Soc. Bot. 5, suppl. 2 : 35 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. Ind. 1 : 506 (1875) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; Craib, Fl. Siam. Enum. 1 (2) : 234 (1926) ; T. Tanaka, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 : 229 (1930) ; Engl., *l.c.* éd. 2, 19A : 321 (1931) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 188 (1944).
— *Bergera wallichii* DC. ex Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 35 (1861), *pro syn.*

Type : *Wallich 6370 suppl.*, Mt. Chapa Tong, Mizoram, Inde [1] (holo-, K-W !).

Arbuste ou sous-arbrisseau ne dépassant pas 3 m. Feuilles 1-17 folioles, 6-30 cm de long, glabres à pubérulentes. Pétiole térète à marginé, rachis subailé (ailes de moins de 1 mm de large). Pétiolules articulés sur le rachis. Folioles ovales-lancéolées, base oblique à cunée, apex aigu-acuminé à aigu ; marge crénelée à subdentée ; limbes ponctués de glandes de taille très variable, les plus grosses souvent noires sur exsiccata et atteignant 0,5 mm de large.

Panicules terminaux 2-15 cm. Pédicelles 1-2 mm, glabres. Fleurs en général pentamères (parfois 4-mères). Calice à lobes charnus, très dilatés par la présence d'une grosse glande, aigus à l'apex, glabres. Pétales blanc-crème, avec une glande à l'apex. Etamines à filets aplatis vers la base, subulés vers l'apex, un peu genouillés ; anthères ovoïdes à oblongues, 1-1,2 mm de long, portant une grosse glande sur le connectif. Gynophore petit (0,3 mm de haut), étroit (0,2-0,3 mm de diamètre) et presque cylindrique dans sa partie centrale, s'élargissant très rapidement sous l'ovaire. Ovaire glabre ou avec quelques poils longs, 0,8-1,1 mm de haut sur 0,8-1 mm de diamètre ; 5 (parfois 4, ou même 3) loges très marquées extérieurement, portant chacune une très grosse glande à l'apex, et parfois une deuxième à la base ; 2 ovules plus ou moins obliquement superposés. Style aussi long que l'ovaire (0,7-1 mm), assez fin (0,2-0,3 mm de diamètre), et anguleux. Stigmate un peu plus large que l'ovaire, très peu capité).

1. La région du Mt. Chapa Tong (ou Chapedong) était considérée comme faisant partie de la Birmanie jusqu'à la Deuxième Guerre Mondiale. C'est pourquoi ce pays est donné comme origine de l'échantillon dans tous les traitements antérieurs de *C. wallichii*.

Fruit globuleux à 1-2 graines, rouge à maturité.

Distribution : voir Fig. 5b.

CLEF DES VARIÉTÉS

1. Feuilles à 9-17 folioles .... var. *wallichii*
1'. Feuilles à 1-7 folioles .... var. *guillauminii*

11 a. **Clausena wallichii** Oliver var. **wallichii**. — Fig 6, *6*.

Sous-arbrisseau à arbuste de 0,5 à 3 m de haut. Feuilles à 9-17 folioles. Les plus grosses glandes sur les limbes ont moins de 0,3 mm de diamètre.

NOM VERNACULAIRE : THAILANDE : Phia fan.

NOTES : Sur tous les exsiccata observés, le calice et le pistil étaient noirs.
La photo présentée par SWINGLE (1940, fig. 2 : deux sections microtomales longitudinales d'un pistil prélevé sur *Burkill 30288*, CAL !) n'est pas citée ci-dessus en référence, car elle donne à mon sens une idée fausse de l'aspect extérieur du pistil, pour l'échantillon choisi comme pour l'espèce en général. Elle ne correspond pas non plus avec la description faite par SWINGLE lui-même (1944).

11 b. **Clausena wallichii** Oliver var. **guillauminii** (T. Tanaka) J. F. Molino, *comb. et stat. nov.* — Fig. 6, *7-11*.

Clausena guillauminii T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 161 (1930) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 187, *fig. 27-L* (1944).

LECTOTYPE (désigné ici) : *Kerr 8782*, Ban Wang Saphung, Thailande, alt. 200 m, 19.III.1924 (K ! ; iso-, BM !, SING !). Autre syntype : *Kerr 8388*, Chanuman, Ubon, Thailande, 3.II.1924 (BM !, K !).

Petit ligneux émettant des pousses annuelles courtes (moins de 0,5 m) à partir d'axes souterrains ou à ras du sol. Feuilles à 1-7 folioles. Les limbes présentent des glandes de plus de 0,3 mm (jusqu'à 0,5 mm) de diamètre.

NOMS VERNACULAIRES : LAOS : Sang fa ; THAILANDE : Huat mon, Long fa, Song fa.

12. **Clausena engleri** T. Tanaka. — Fig. 6, *12-13*.

Meded. Rijksherb. 69 : 6 (1931) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 173 (1944). — *Clausena heptaphylla* (ROXB.) STEUDEL var. *engleri* (T. TANAKA) SWINGLE, J. Wash. Acad. Sci. 32 : 26 (1942).

Clausena platyphylla MERR., Pap. Mich. Acad. Sci. 1937. 23 : 182 (1939). Type : *Rahmat si Boeea 6623*, Asahan, near Huta Bagasan, N-E. Sumatra, 1935, non trouvé.

Clausena yunnanensis C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 91, *pl. VIII-1* (1959), *syn. nov.* Type : *Sino-Rossica Exp. Prov. Yunnan 3723*, Longshan, Hekou, Yunnan, VI.1956 (holo-, PE !).

Clausena yunnanensis C. C. Huang var. *longgangensis* C. F. Liang & Y. X. Lu, Guihaia 10 (2) : 104 (1990), *syn. nov.* Type : *Longgang Exp. 11971*, sur colline calcaire, Longrui, Ningmin Xian, Guangxi, 30 Avril 1980 (holo-, IBK).

Type : *Lörzing 6825*, Sibolangit, N. Sumatra, alt. 350 m, 27.VII.1919 (holo-, L ! ; iso-, BO !).

Arbuste ou petit arbre de 1 à 8 m de haut. Feuilles glabres ou pubescentes, 15-70 cm de long, 5-11 folioles. Folioles 5 × 2 cm à 30 × 13 cm, ovales-lancéolées à ovales, base oblique à cunée, apex le plus souvent aigu-acuminé. Pétiolules épaissis, 1-4 mm de long ; marge entière à ondulée ou crénelée.

Panicules coniques, terminaux, bien ramifiés (fleurs sur ramifications d'ordre 2 à 5), 15-45 cm de haut, axes glabres à tomenteux. Pédicelle 1-3 mm, évasé sous le calice, glabre à un peu poilu. Fleurs 5-mères ; calice glabre ou avec quelques poils courts, à lobes en général peu marqués sur la fleur ouverte. Etamines 10, à anthères oblongues (1-1,5 mm de long) et à filet genouillé (1,5-2 mm de long). Gynophore 0,3-0,5 mm de long, glabre, concave (en forme de sablier) mais souvent plissé verticalement sur exsiccata, 0,25-0,3 mm de diamètre à l'endroit le plus étroit ; il ne déborde pas l'ovaire, et la limite avec celui-ci n'est pas clairement marquée. Ovaire glabre ou à pilosité rare, étroit à la base et parfois évasé vers le haut, à cause de la taille des 5 glandes qui surmontent les loges, 0,8-1 mm sur 0,6 mm de diamètre, très 5-angulaire (5 loges très marquées extérieurement) ; deux ovules superposés par loge. Style assez fin et plus ou moins aussi long que l'ovaire, 0,9-1,1 mm sur 0,2-0,3 mm de diamètre, à cinq angles. Stigmate très peu capité, peu différencié du style.

Fruit allongé, 1,3- 1,8 cm de long sur 0,9-1 cm de large, orange-rouge à maturité, avec 1 à 3 graines vertes.

Distribution : voir Fig. 5b.

Nom vernaculaire : Indonésie (Sumatra) : Sarindan batu.

13. **Clausena heptaphylla** (Roxb.) Wight et Arn. ex Steudel. — Fig. 6, *14*.

Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 377 (1840) ; M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) ; Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 30 (1861) ; Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 504 (1875) ; Engl., *in* Engl. & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3 (4) : 188 (1896) ; Guillaumin, *in* Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 662, *fig. 70 (11-12)* (1911) ; T. Tanaka, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930) ; T. Tanaka, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) ; T. Tanaka, Meded. Rijksherb. 69 : 7 (1931) ; Kanjilal et al., Fl. Assam 1 (2) : 206 (1936) ; T. Tanaka, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937) ; Swingle, *in* Webber & Batchelor, Citrus Ind. 1 : 172, *fig. 27D* (1944).

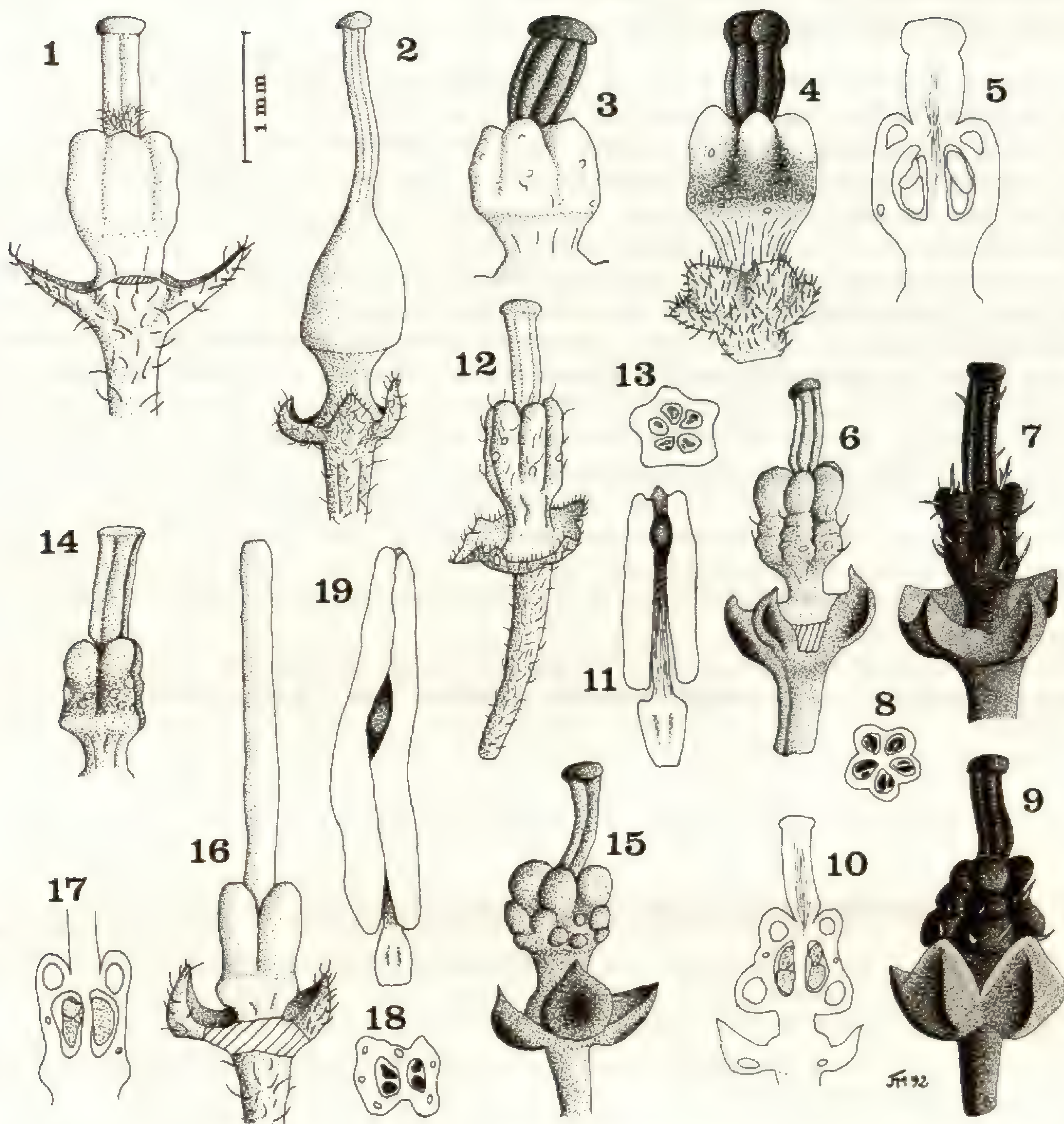
Amyris heptaphylla Roxb., Fl. Ind. ed. Carey 2 : 248 (1832) ; (Hort. Bengal. : 28 (1814), *nom. nud.*) ; Wight & Arn., Prodr. 1 : 95 (1834).

Clausena heptaphylla (Roxb.) Steudel var. *pubescens* Oliver, *l.c.*, *syn. nov.* Type : *Wallich 6367*, « Trogla, banks of Saluen River » (Thanlwin R.), Birmanie (holo-, K-W ! ; iso-, G !).

— *Clausena macrophylla* Hook. f., Fl. Brit. India 1 : 504 (1875), *stat. et nom. alt. pro Clausena heptaphylla* (Roxb.) Steudel var. *pubescens* Oliver.

— *Cookia macrophylla* Lindley ex Wight & Arn., Prodr. 1 : 95 (1834), *nom. nud.* ; Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 415 (1840), *nom. nud.* ; Oliver, J. Linn. Soc. Bot. 5 suppl. 2 : 30 (1861), *pro syn.*

Amyris anisata Roxb. ex Steudel, Nomencl. Bot., ed. 2, 1 : 81 (1840), *non* Willd. (1799), *pro syn.*



Pl. 6. — **Clausena** sect. **Axillanthus** et sect. **Drakanthus** : pièces florales à l'anthèse sur exsiccata (sauf 1). — **C. anisata** var. **anisata** : **1**, pistil et calice (un sépale coupé) (*Molino 207*, MPU). — **C. anisata** var. **paucijuga** : **2**, pistil et calice (*Kerr 10468*, P). — **C. sanki** var. **sanki** : **3**, pistil (*Ramos & Edaño 48983 BS*, BO). — **C. sanki** var. **mollis** : **4**, pistil et calice ; **5**, section long. (*Ramos & Edaño 37876 BS*, P). — **C. wallichii** var. **wallichii** : **6**, pistil et calice (un sépale coupé) (*Wallich 6370 suppl.*, K-W). — **C. wallichii** var. **guillauminii** : **7**, pistil et calice (un sépale coupé) ; **8**, section trans. ; **9**, pistil et calice ; **10**, section long. ; **11**, étamine de dos. (7, 8, 11, *Thorel 2158*, P ; 9, 10, *Thorel s.n.*, P). — **C. engleri** : **12**, pistil et calice ; **13**, section transv. (*Lörzing 6825*, BO). — **C. heptaphylla** : **14**, pistil (*Wallich 8508*, P). — **C. luxurians** : **15**, pistil et calice (*Meebold 15090*, CAL). — **C. lenis** : **16**, pistil et calice (un sépale coupé) ; **17-18**, sections long. et transv. de l'ovaire ; **19**, étamine (*Garrett 1308*, P).

LECTOTYPE (désigné par T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930) & *in herb.*) : *Roxburgh s.n.*, cult. Jard. Bot. Calcutta (BM ! ; iso-, BM !, G !).

Arbuste ou petit arbre de 1 à 4 m de haut. Feuilles glabres à tomenteuses, 15-40 cm de long, 5-11 folioles. Folioles 4 × 2 cm à 20 × 7 cm, ovales à ovales-lancéolées, base oblique, apex aigu à aigu-acuminé ; nervures saillantes sur la face inférieure, peu visibles et en creux sur la face supérieure (aspect gaufré). Pétiolules épaissis, 1-2 mm de long. Marge entière à crénelée, nervures proéminentes (et souvent rouges sur exsiccata) sur la face inférieure des limbes, peu visibles ou en creux sur la face supérieure (aspect gaufré).

Panicules coniques, terminaux, (fleurs sur ramifications d'ordre 2 à 4), 15-40 cm de haut, axes glabres à tomenteux. Pédicelle 1-2 mm, évasé sous le calice, glabre à un peu poilu. Fleurs 4-mères. Calice glabre ou avec quelques poils courts, à lobes peu marqués, ciliés sur la marge, portant parfois une petite glande au dos. Etamines à filet genouillé et anthères oblongues, avec une glande sur le connectif. Gynophore 0,3-0,5 mm de haut, glabre, concave (en forme de sablier), enchâssant un peu la base de l'ovaire, 0,25-0,3 mm de diamètre à l'endroit le plus étroit. Ovaire glabre (rarement avec quelques poils), étroit et haut (rarement presque aussi haut que large), 0,7-1 mm sur 0,5-0,6 mm de diamètre, quadrangulaire ; loges très visibles extérieurement sur toute leur hauteur, surmontées chacune d'une grosse glande ; deux ovules superposés (rarement subcollatéraux) par loge. Style aussi long ou un peu plus long que l'ovaire, 0,7-1,1 mm, étroit, 0,2-0,3 mm de diamètre, quadrangulaire, caduc, surmonté d'un stigmate à peine plus large.

Fruit allongé, subconique, à apex tronqué, 1,1-1,6 cm de long sur 0,7-1 cm de large, finement glanduleux, orange-rouge à maturité, contenant 1 ou 2 graines vertes.

DISTRIBUTION : voir Fig. 5b.

NOMS VERNACULAIRES : INDE (Assam) : Arhit-thi, Dieng-siang-mat, Ja-lamri, Kebu-taye, Santhlung-suirhui.

14. **Clausena luxurians** (Kurz) Swingle. — Fig. 6, *15*.

J. Wash. Acad. Sci. 30 (2) : 79, *fig. 1* (1940) ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 183 (1944).
Clausena wallichii OLIVER var. *luxurians* KURZ, J. As. Soc. Beng. 44 (3) : 133 (1875).

TYPE : *S. Kurz 1995*, Choungmenah, « rare in the tropical forests of the eastern slopes of the Pegu Yomah », sans date (holo-, CAL !).

Arbuste à grandes feuilles (30-50 cm de long). Rachis ailé (mais pétiole térète), ailes de 0,8 à 2,5 mm de large. 5-9 folioles, les plus petites à la base du rachis, 5-21 cm de long sur 3-9,5 cm de large ; limbes ovales-lancéolés, à base étroitement cunée et légèrement asymétrique (sauf la foliole terminale), obtus à aigu-acuminés à l'apex, à marge entière ou subcrénelée. Nervation saillante sur la face inférieure.

Inflorescences terminales, courtes, 3-12 cm de haut, compactes. Fleurs 4-mères, entièrement glabres ; pédicelles 1-2 mm, boutons globuleux, pétales blancs. Calice à lobes aigus, avec une glande au dos. Etamines avec une petite glande sur le connectif ; filet genouillé, 1-1,5 mm ; anthère 1,5 mm de long. Gynophore en forme de sablier, 0,3-0,5 mm de haut. Ovaire globuleux,

tuberculeux, 0,6-1 mm de haut, 0,7-0,9 mm de diamètre, avec une grosse glande au sommet de chaque loge. Style 0,8-1 mm de long, cylindrique (0,3-0,5 mm de large) mais rétréci à la base, caduc. Stigmate peu différencié.

Fruit (immature) globuleux, vert, 0,6 mm.

DISTRIBUTION : Fig. 5b.

Clausena Burm. f. sect. **Drakanthus** J. F. Molino, *sect. nov.*

A sectione Clausena *differt* : *Flos tetramerus sed ovarium bilocularis. Petala leviter carnosa. Alabastrum ellipticum vel oblongum, 1,5-2 -plo longius quam latius. Stamina filamentis geniculatis brevibus, antheris valde longioribus et 3-4 -plo longioribus quam latioribus. Gynophorum ovario brevius. Stylus longitudine pistilli dimidio longior.*

SPECIES TYPICA : *Clausena lenis* Drake.

Le nom choisi pour cette section est bien sûr un hommage à Emmanuel DRAKE DEL CASTILLO (1855-1904).

15. Clausena lenis Drake. — Fig. 6, *16-19*.

J. Bot. (Morot) 6 : 276 (1892)[1] ; GUILLAUMIN, *in* LECOMTE, Fl. Gén. Indo-Chine 1 : 663, *fig. 70 (6-7)* (1911), « *laevis* » ; T. TANAKA, Bull. Soc. Bot. France, sér. 5 (4) : 709 (1928), « *levis* » ; T. TANAKA, Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris, sér. 2 (2) : 160 (1930), « *laevis* »; T. TANAKA, J. Bot. (Morot) 68 : 228 (1930), « *levis* » ; T. TANAKA, J. Ind. Bot. Soc. 16 : 231 (1937), « *levis* » ; SWINGLE, *in* WEBBER & BATCHELOR, Citrus Ind. 1 : 190 (1944) ; C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 (1) : 89 (1959).

Clausena kerrii CRAIB, Kew Bull. Misc. Inf. 2 : 67 (1913) ; CRAIB, Fl. Siam. Enum. 1 (2) : 233 (1926) ; ENGL., *in* ENGL. & PRANTL, Nat. Pflanzenfam. éd. 2, 19A : 322 (1931). Type : *Kerr 2514*, Ban Ta Kaw, près de Wiang Pa Pao, N-E. de Chiang Mai, alt. 510 m, Thailande, 9 Mars 1912 (holo-, K ! ; iso-, BM !).

LECTOTYPE (désigné par SWINGLE, *l.c.*) : *Balansa 3667*, Tu-Phap, Tonkin, Vietnam, Mai 1887 (P ! ; iso-, P !).

Arbuste ou arbrisseau de 1,5 à 7 m de haut, sempervirent. Feuilles 30 à 70 cm de long, 11-17 folioles, à rachis pubescent. Pétiolules 2-5 mm. Folioles très obliques, ovales-oblongues ; sur les feuilles pleinement développées, folioles les plus petites (3 cm × 1,5 cm à 4 × 2,4 cm), insérées à la base du rachis, suborbiculaires et obtuses à l'apex ; les plus grandes (7 × 3 cm à 20 × 9 cm) insérées dans le 1/3 supérieur du rachis (la terminale n'est pas la plus grande), ovales à sublancéolées, aigues-acuminées à subcaudées à l'apex ; face sup. des limbes glabrescente, brun-rouge sur exsiccata ; face inf. pubescente et verte sur exsiccata ; marge entière à la base, serrulée à serrée sur la moitié supérieure du limbe.

Inflorescences terminales ou rarement subterminales (dans ce cas à l'aisselle de feuilles situées immédiatement sous une inflorescence terminale), en panicules coniques assez denses,

1. L'épithète *lenis* a souvent été interprétée (GUILLAUMIN, 1910, 1911 ; TANAKA, 1928-1937) comme une déformation involontaire par DRAKE de l'adjectif *levis*, ou *laevis* (« lisse », ou « uni »). Mais rien, sur le type comme dans la diagnose originale, ne permet de penser que DRAKE a voulu appliquer cette épithète à son espèce. Bien que sa signification soit obscure, il faut donc nous en tenir à la graphie originale.

plus courts que les feuilles, 6 à 26 cm de haut sur 2 à 8 cm de large, tous les axes pubescents. Fleurs disposées en pseudo-ombelles de 3 à 10 fleurs insérées sur des ramifications d'ordre 2 à 4. Pédicelles 2 à 6 mm, poilus ; boutons ovoïdes à oblongs, 4 mm de long sur 2 à 3 mm de diamètre. Calice à 4 lobes aigus, à marge ciliée, un peu poilus. Pétales 4, blanc-crème, un peu charnus, devenant rouges et coriaces au séchage, glanduleux, aigus au sommet, 4,5 à 5 mm de long sur 2 à 2,5 mm de large. Etamines 8, à filets très courts (0,7 à 1 mm), subulés vers l'apex et aplatis vers la base, un peu genouillés ; anthères orange-rouge, longues et étroites (3 × 0,7 mm), papilleuses, avec une glande allongée sur le connectif. Gynophore court (0,2-0,5 mm de haut), rétréci en son centre, engainant un peu l'ovaire. Ovaire à 2 loges, 1-1,3 mm de haut et 0,9-1 mm de diamètre, un peu rétréci à la base, profondément bilobé, glabre ou parfois avec quelques poils, lisse mais avec plusieurs poches à huile essentielle visibles seulement en section longitudinale, dont deux grosses (une au sommet de chacune des loges) qui prolongent chacun des lobes de l'ovaire et entre lesquelles est inséré le style ; style long (3-4 mm sur 0,3-0,4 mm de diamètre), cylindrique, caduc ; stigmate peu marqué, de même diamètre que le style ; 2 ovules par loge, superposés ou collatéraux, pendulaires.

Fruits globuleux, rouge-violets à maturité, 8-10 mm de diamètre, glanduleux, contenant 1 à 4 graines à tégument noir brillant (sur exsiccata).

Distribution : voir Fig. 7.



Fig. 7. — Distribution de **Clausena lenis**.

NOMS VERNACULAIRES : LAOS : Samat dong, Tôn ien don ; THAILANDE : Co ho.

NOTES : DRAKE donne un autre syntype : Tu-Phap, base du Mt. Bavi, 11.VII.1886, *Balansa 3668* (P !)

BINÔMES EXCLUS

Clausena chrysogyne MIQ., Fl. Ind. Bat., Suppl.1 : 502 (1861) = **Walsura chrysogyne** (Miq.) Bakh. f. & Steenis, Blumea 16 : 359 (1968) (*Meliaceae*).

Clausena citriodora MERR., Philip. J. Sci. 26 : 458 (1925) = **Murraya crenulata** (Turcz.) Oliver, J. Linn. Soc., Bot. 5, suppl. 2 : 29 (1861).

Clausena corymbiflora LINDEN, Cat. N° 98 : 3 (1878), *nomen nudum* = **Murraya crenulata** (Turcz.) Oliver, *l.c.*

Clausena crenulata (TURCZANINOW) F. MUELL., Contr. Phytogr. New Hebrides : 7 (1873) = **Murraya crenulata** (Turcz.) Oliver, *l.c.*

Clausena esquirolii A. LÉVEILLÉ, Feddes Repert. 9 : 324 (1911) = **Glycosmis esquirolii** (A. Léveillé) T. Tanaka, Bull. Soc. Bot. France 75 : 719 (1928).

Clausena euchrestifolia (HAYATA) KANEHIRA, Formos. Trees : 97 (1917) = **Murraya euchrestifolia** Hayata, Icon. Pl. Formos. 6 : 11 (1916).

Clausena ferruginea C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 86 (1959) = **Glycosmis esquirolii** (A. Léveillé) T. Tanaka, *l.c.*

Clausena hildebrandtii ENGL., Pflanzenw. Ost-Afr. C. : 229 (1895) = **Fagaropsis hildebrandtii** (Engl.) Milne-Redh., Kew Bull. : 475 (1936).

Clausena impuctata WELW. ex HIERN, Cat. Afr. Pl. 1 : 117 (1896) = **Harrisonia abyssinica** Oliver, Fl. Trop. Afr. 1 : 311 (1868) (*Simaroubaceae*).

Clausena javanica M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846) = **Protium javanicum** Burm. f., Fl. Ind. : 88 (1768) (*Burseraceae*) [1].

Clausena kwangsiensis C. C. HUANG, Acta Phytotax. Sin. 8 : 90 (1959) = **Murraya kwangsiensis** (C. C. Huang) C. C. Huang, Acta Phytotax. Sin. 16 (2) : 85 (1978).

Clausena melioides HIERN, Cat. Afr. Pl. 1 : 117 (1896) = **Fagaropsis angolensis** (Engl.) Dale, *in* H. M. Gardn., Trees & Shrubs Kenya éd. 2 : 99 (1936).

Clausena microphylla MERR. & CHUN, Sunyats. 2 : 251 (1935) = **Murraya microphylla** (Merr. & Chun) Swingle, J. Wash. Acad. Sci. 32 : 26 (1942).

Clausena ? pentaphylla DC., Prodr. 1 : 538 (1824) ; STEUDEL, Nomencl. Bot. ed. 2, 1 : 377 (1840) ; M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) = **?**

1. *Protium javanicum* Burm. f., Fl. Ind. : 88 (1768) (*Burseraceae*) a été inclus dans les *RUTACEAE* à plusieurs reprises, comme le montre la synonymie dressée par LEENHOUTS (1955). Mais cet auteur ne cite pas deux binômes qui se rapportent également à ce taxon :

Amyris dentata auct. *non* Willd. : Blume, Bijdr. 1160 (1827).

Le texte de BLUME dit : « *Amyris dentata* ? Willd. », et décrit une espèce à inflorescences axillaires (il n'y a pas, à ma connaissance, de *Clausena* à inflorescences axillaires à Java), dont le nom vernaculaire est « Katos ». Ce nom est donné par LEENHOUTS (1955) pour *Protium javanicum*.

Clausena javanica M. Roemer, Syn. Mon. Hesper. : 45 (1846).

C'est un nom proposé par ROEMER pour remplacer l'« *Amyris dentata* » de BLUME ci-dessus, lui-même ayant transféré *Amyris dentata* Willd. dans le genre *Clausena* (*C. dentata* (Willd.) M. Roemer, *l.c.*). C'est apparemment une pure coïncidence si ROEMER a choisi la même épithète (*javanica*) que BURMAN (*javanicum*). KOORDERS & VALETON (1896) avaient déjà établi cette synonymie, mais personne apparemment ne les avait suivis.

Clausena simplicifolia DALZELL, Kew Gard. Misc. 3 : 180 (1851) = **Acronychia laurifolia** Blume, Bijdr. 3 : 245 (1825).

Clausena timoriensis (DC.) M. ROEMER, Syn. Mon. Hesper. : 44 (1846) = **Pleiogynium timoriense** (DC.) Leenh., Blumea 7 : 159 (1952) (*Anacardiaceae*).

Clausena worcesteri MERR., Philip. J. Sci., C (Bot.) 5 (3) : 180 (1910) = **Murraya crenulata** (Turcz.) Oliver, J. Linn. Soc., Bot. 5, suppl. 2 : 29 (1861).

Cookia australis F. MUELL., Fragm. Phytogr. Austr. 1 (2) : 25 (1858) = **Pentaceras australis** (F. Muell.) Hook. f., *in* Benth. & Hook. f., Gen. Plant. 1 : 298 (1862).

Cookia chlorosperma BLUME, Bijdr. Fl. Ned. Ind. 3 : 135 (1825) = **Glycosmis chlorosperma** (Blume) Sprengel, Syst. Veg. 4 : 162 (1827).

Cookia cyanocarpa BLUME, Bijdr. Fl. Ned. Ind. 3 : 136 (1825) = **Glycosmis cyanocarpa** (Blume) Sprengel, Syst. Veg. 4 : 161 (1827).

Cookia falcata (LOUR.) DC., Prodr. 1 : 537 (1824) = **Micromelum falcatum** (Lour.) T. Tanaka, Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, sér. 2 (2) : 157 (1930).

Cookia glabrescens MIQ., Fl. Ind. Bat. 1 (2) : 524 (1859) = **Micromelum minutum** (G. Forst.) Wight & Arn., Prodr. 1 : 448 (1834).

Cookia sonneratii MONTR., Mémoires Acad. Impér. Sci. arts Belles-Lettres Lyon 10 : 184 (1860), *syn. nov.* = **Micromelum minutum** (G. Forst.) Wight & Arn., *l.c.*

REMERCIEMENTS : Ce travail a été en grande partie financé par le Centre de Recherche Pernod-Ricard (Créteil, France). Je remercie pour leur accueil les herbiers suivants : B, BM, BO, G, K, KLU, L, PE, PNH, SING, et surtout le Laboratoire de Phanérogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (P).

Ma reconnaissance va tout particulièrement, pour leur aide pratique et leurs conseils éclairés, aux Drs J. B. GILLETT (K), R. D. HOOGLAND (P), C. C. HUANG (CANT), J. JÉRÉMIE (P), R. KELLER (G), M. KITOKO (Jardin Botanique d'Eala, Zaïre), J. MATTHEZ (Institut Botanique, Montpellier) et P. A. SCHÄFER (MPU). L'aide du Dr. NARAYANAN NAIR K. (DD), avec lequel j'ai échangé une correspondance assidue, m'a été précieuse pour l'étude des espèces du sous-continent Indien.

Mais c'est au Dr. B. C. STONE (BISH), malheureusement décédé en 1994, que vont mes plus chaleureux remerciements, pour m'avoir amicalement fait profiter de sa vaste expérience, de la taxinomie en général, et des *Rutaceae-Aurantioideae* en particulier.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BLASCO, F., 1971. — Montagnes du Sud de l'Inde : forêts, savanes, écologie. *Inst. Franç. Pondich., Trav. Sect. Sci. Techn.* 10 (1) : 1-436.

CARPENTER, J. B. & REECE, P. C., 1969. — *Catalog of genera, species and subordinate taxa in the orange subfamily Aurantioideae (Rutaceae)*. U. S. Dep. Agr., Beltsville, Maryland. 180 pp.

CRAIB, W. G., 1926. — *Florae Siamensis Enumeratio* 1 (2) : 231-234. Siam Society, Bangkok.

DA SILVA, M. F., DAS G. F., GOTTLIEB, O. R. & EHRENDORFER, F., 1988. — Chemosystematics of the *Rutaceae* : suggestions for a more natural taxonomy and evolutionary interpretaion of the family. *Plant Syst. Evol.* 161 : 97-134.

EIG, A., 1931. — Les éléments et les groupes phytogéographiques auxiliaires dans la flore palestinienne 1. *Rep. Spec. Nov. Regn. Veg.* 63 : 4-16.

GAMBLE, J. S., 1915. — *Flora of the Presidency of Madras* 1 : 110. Botanical Survey of India, Calcutta.

GILL, B. S., BIR, S. S., SIDHU, M. S. & SINGHAL, V. K., 1984. *in* : LÖVE, A. — Chromosome number reports LXXXIV. *Taxon* 33 : 536-539.

GUILLAUMIN, A., 1910. — Rutacées. *Not. Syst. (Paris)* 1 : 218-220.

GUILLAUMIN, A., 1911. — Rutacées. *in :* LECOMTE, H. *Flore Générale de l'Indochine* 1 : 629-687. Paris.

HOOKER, J. D. & BENTHAM, G., 1849. Flora Nigritana. *in :* W. J. HOOKER (ed.). *Niger Flora*. H. Baillière, London, J. B. Baillière, Paris & Bailly Baillière, Madrid.

HUANG, C. C., 1959. — Preliminary study on Chinese *Rutaceae* (3). *Acta Phytotax. Sin.* 8 (1) : 69-124.

KOORDERS, S. H. & VALETON, T., 1896. — Bijdragen tot de kennis der boomsoorten van Java, 4. *Meded.'s Lands Plantent.* 17 : 22.

KRUG, C. A., 1943. — Chromosomes numbers in the subfamily *Aurantioideae* with special reference to the genus *Citrus*. *Bot. Gaz.* 48 : 602-611.

LEENHOUTS, P. W., KALKMAN, C. & LAM, H. J., 1955. — Burseraceae. *Fl. Males.*, ser. 1, 5 (2) : 209-296. (Le genre *Protium* est traité par le premier auteur).

LOCKWOOD, G. B., 1984. — The essential oil from leaves of *Clausena heptaphylla*. *Fitoterapia* 55 (2) : 123-124.

MEHER-HOMJI, 1965. — On the Soudano-Deccanian Floral Element. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 62 (1) : 15-18.

MERRILL, E. D., 1923. — *An enumeration of Philippine flowering plants* 2 : 326-345. Manila.

MESTER, I., 1973. — The occurence of Alkaloids in *Rutaceae*. *Fitoterapia* 44 : 123-152.

MESTER, I., 1977. — The occurence of Alkaloids in *Rutaceae*. Addendum 1. *Fitoterapia* 46 : 268-278.

MOLINO, J. F., 1991. — *Révision systématique du genre Clausena Burm. f. (Rutaceae). Application à la production agro-industrielle d'anéthole*. Thèse de Doctorat, Univ. Montpellier 2. 208 pp. + 60 planches & tableaux.

OKUNADE, A. L. & OLAIFA, J. I., 1987. — Estragole : an acute toxic principle from the volatile oil of the leaves of *Clausena anisata*. *J. Nat. Products* 50 (5) : 990-991.

OLIVER, D., 1861. — The natural order *Aurantiaceae*, with a synopsis of the Indian species. *J. Linn. Soc., Bot., London* 5 (suppl. 2) : 1-44.

PERROTTET, E., 1824. — *Catalogue raisonné des Plantes introduites dans les Colonies Françaises de Bourbon et de Cayenne, et de celles rapportées vivantes des mers d'Asie et de la Guyane, au Jardin du Roy à Paris*. Lebel, Paris. 63 pp.

PIERRE, J., 1893. — *Flore Forestière de la Cochinchine* 4, tab. 285. Paris.

PRAKASH, D., LAKSHMI, V., RAJ, K. & KAPIL, R. S., 1988. — Constituents of *Clausena indica* root. *Fitoterapia* 60 (4) : 347-348.

RAGHAVAN, R. S. & ARORA, C. M., 1958 — Chromosome numbers in indian medicinal plants — II. *Proc. Ind. Acad. Sci.*, B, 47 : 352-358.

ROBINSON, C. B., 1908. — Perrottet and the Philippines. *Philipp. J. Sci., Bot.* 3 : 303-306.

ROEMER, M. C., 1846. — *Familiarum naturalium regni vegetabilis synopses monographicae*. Fasc. 1 : *Hesperides*. Landes-Ind. Comptoir, Weimar.

SINGHAL, V. K., GILL, B. S. & BIR, S. S., 1980. *in* : LÖVE, A. (ed.) — Chromosome number reports LXVII. *Taxon* 29 (2/3) : 347-367.

SMITH, A. C., 1947. — The families *Illiciaceae* and *Schizandraceae*. *Sargentia* 7 : 1-224.

STEUDEL, E. G. von, 1840. — *Nomenclator Botanicus*, ed. 2, 1 : 81. Stuttgardt, Tübingen.

SWINGLE, W. T., 1940. — New varieties and new combinations in the genera *Clausena*, *Oxanthera*, and *Triphasia* of the orange subfamily *Aurantioideae*. *J. Wash. Acad. Sci.* 30 (2) : 79-83.

SWINGLE, W. T., 1944. — The botany of *Citrus* and its wild relatives of the orange subfamily (Family *Rutaceae*, subfamily *Aurantioideae*). in WEBBER, H. J. & BATCHELOR, L. D. (eds.). *The Citrus Industry* 1 : 129-474. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles. (La page de titre et les pages numérotées i à iii sont datées de 1943, mais le reste de l'ouvrage est de 1944).

SWINGLE, W. T. & REECE, P. C., 1967. — The botany of *Citrus* and its wild relatives of the orange subfamily (Family *Rutaceae*, subfamily *Aurantioideae*). in REUTHER, W., WEBBER, H. J. & BATCHELOR, L. D. (eds.). *The Citrus Industry* 1 : 190-430. Univ. Calif. Press, Berkeley and Los Angeles. (Edition révisée de l'ouvrage précédent, mais sans changement pour ce qui concerne le genre *Clausena*).

TANAKA, T., 1928*a*. — Revisio Aurantiacearum I. *Bull. Soc. Bot. France*, sér. 5 (4) : 708-715.

TANAKA, T., 1928*b*. — Two new genera and new combinations of *Rutaceae-Aurantieae* from Papua (Revisio Aurantiacearum II). *J. Arnold Arbor*. 9 (2-3) : 137-144.

TANAKA, T., 1930*a*. — Compendium des espèces Indochinoises d'*Aurantiaceae* (Revisio Aurantiacearum III). - *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, sér. 2 (2) : 157-164.

TANAKA, T., 1930*b*. — Enumeration of Indian species of *Rutaceae-Aurantioideae* (Revisio Aurantiacearum VI). *J. Bot. (Morot)* 68 : 225-236.

TANAKA, T., 1931. — Notes on the Dutch Indian species of *Rutaceae-Aurantieae* (Revisio Aurantiacearum V). *Meded. Rijksherb. Leiden* 69 : 1-13.

TANAKA, T., 1932. — Philippine *Rutaceae-Aurantieae*. (Revisio Aurantiacearum VII). *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa* 22 : 418-433.

TANAKA, T., 1936. — The taxonomy and nomenclature of *Rutaceae-Aurantioideae*. *Blumea* 2 : 101-110.

TANAKA, T., 1937. — Further revision of *Rutaceae-Aurantioideae* of India and Ceylon (Revisio Aurantiacearum VIII). *J. Ind. Bot. Soc*. 16 : 227-240.

WIGHT, R. & ARNOTT, G. A. W., 1834. — *Prodromus Florae Peninsulae Indiae Orientalis* 1 : 90-98. Parbury, Allen & Co., London.

ZHU, L. F., ZENG, H. T., LI, Y. J., MAI, L. T., LI, Z. Y., CHEN, W. X. & LU, B. Y., 1987. — Studies on the *Clausena dunniana* Lévl. (*Rutaceae*), a new resource of isoanethole. *Acta Bot. Sin*. 29 (4) : 416-421.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

ABRÉVIATIONS : ANU = Australian National University ; CHEV. = Herbier Aug. Chevalier (autres collecteurs) ; CM = Coryndon Memorial Museum (E. Afrique) ; EIC = East India Company ; EASJ = Expéd. Academia Sinica aux Monts Jinfo ; EPIA = Etude Pharmacopée Indigène en AOF 1940 ; ESK = Expéd. Szechuan-Kweichow (Sichuan-Guizhou) 1956 ; FHI = Forestry Herbarium Ibadan (Nigeria) ; FT = Flora of Thailand ; Gaud. = Voyage de Gaudichaud sur la Bonite 1836-37 ; SFRC (SFRK) = Section des Recherches Forestières du Cameroun ; SREPY = Sino-Rossica Expeditio ad Provincia Yunnanense IV, 1955-56 ; UIH = University of Ibadan Herbarium (Nigeria).

Abiai 7041 (K) = 9 ; *Adduru 235* (K, P) = 10b ; *Afriastini 1480* (BO, K, L) = 6 ; *Ahern 1422* (PNH) = 10 ; *Ah Jo 1222* (B) = 3 ; *Aké Assi 8696* (G) = 9 ; *Amarillas 26151* (BM, P) = 10 ; *J. A. R. Anderson 9133* (L) = 10c ; *T. Anderson 98, 106* (CAL) = 9 ; *Ankrah 20092* (K) = 9 ; *Anonyme s.n.*, 16.VII.1901 (BO) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *Anonyme s.n.* (14.X.1902) (BO) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *Anonyme s.n.*, (30. VIII.1911) (BO) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *Anonyme s.n.* (CAL — *N° 14308*) (BO) = 2 ; *Anonyme s.n.* (BO) = 4b ; *Anonyme s.n.* (BM) = 8 ? ; *Anonyme s.n.* (CAL — *N° 76095*) = 11 ; *Anonyme s.n.* (*Cookia punctata*) (G-DC) = 3 ; *Anonyme s.n.* (L — *N° 908.203-1074) = 13 ; Anonyme s.n.* (L — *N° 908.203-1103*) = 13 ; *Anonyme s.n.* (EIC — *532/1* ; det. T. Tan. P1721) (P) = 9 ; *Anonyme s.n.* (det. T. Tan. P1711) (P) = 9 ; *Anonyme s.n.* (det. T. Tan. P759) (P) = 9 ; *Anonyme 191* (PE) = 10 ; *Anonyme 3267* (PE) = 15 ; *Anonyme 11797* (PE) = 10 ; *Anonyme 40890* (PE) = 9 ; *ANU 1629* (L) = 10 ; *Atma s.n.* (25.XI.1957) (BO) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *Backer 9457* (BO, L, SING) ; *9491, 9506* (BO, K, L) ; *13371* (BO) ; *17849* (BO, L) ; *17946, 18181, 21153* (BO) ; *24839* (BO, L) = 6 ; *Backer 27974* (BO) = 1 ; *Balansa 3667, 3668* (P) = 15 ; *Balansa 3686* (B) = 3 ; *Balansa 3688* (P) = 1 ; *Balansa 3691* (P) = 12 ; *Balansa 4668* (K, P) = 1 ; *Barker & Katik 66765* (K) = 4 ; *Barnard Rulp s.n.* (BM) = 1b ; *Barter 1638* (P) = 9 ; *Barthe s.n.* (P) =

10 ; *Bartlett 8430* (G) = 1 ; *Bayliss 5262*, 20.XI.1972 (B) = 9 ; *Bayliss 5262*, 1.I.1973 (B) = 9 ; *Beddome s.n.* (BM, K — *N° 9*) = 9 ; *Beddome 60* (BM) = 1b ; *Beddome 1040, 1041* (BM) = 7 ; *Beddome 1042* (BM) = 8 ? ; *Beddome 1044, 1045* (BM) = 9 ; *Beddome 1046* (BM) = 8 ? ; *Beddome 1047, 1048* (BM) = 9 ; *Beddome 1638* (BM) = 13 ; *Bejaud 42, 76* (P) = 11b ; *Belanger 1022* (G) = 10 ; *Bernardi 139, 8724, 8780*, 1962 (G) = 9 ; *Bernardi 15257* (G) = 9 ; *Bernardi 15351* (G, K) = 7 ; *Beumée 2907* (BO) = 6 ; *Bick & Francis* (K) = 4 ; *Biholong 246, 522* (P) = 9 ; *Binuyo 45472* (K) = 9 ; *Birmah s.n.* (EIC — *533*) (G) = 1 ; *Biswas 4956* (CAL) = 13 ; *Blake 18705* (K) = 4 ; *Blume s.n.* (L — *N^os^ 908.204-165 & -184*) = 10 ; *Bon 2082A, 2087, 2682, 5189, 5654, 5989* (P) = 1 ; *Bor 2611* (K) = 13 ; *Bor 4476* (K) = 9 ; *Borden 1231* (BO, K, P, PNH) = 10 ; *Borden 1796* (K, PNH, SING) = 10 ; *Borden 3065* (BO, P, PNH) = 10 ; *Bourdillon 220* (K) = 7 ; *Bourne s.n.* (K) = 7 ; *Bourne s.n.* (K) = 8 ? ; *Bourne 814, 2777* (K) = 9 ; *Brass 8221, 8221A* (BM, BO, L) = 4 ; *Brass 28840* (L) = 4 ; *Brenan 9546* (K, P) = 9 ; *Breteler 2948* (P) = 9 ; *Brick s.n.* (BM) = 1b ; *Britton 158* (L) = 10 ; *Brutt 8519A* (K) = 2 ; *Bunchuai et al. 1458* (FT — *46299*) (K, L) = 15 ; *Burchell 3000* (K) = 9 ; *Burchell 3051* (G-DC, K) = 9 ; *Burchell 3082* (G-DC, K, L, P) = 9 ; *Burchell 3519* (P) = 9 ; *Burkill 30288* (CAL) = 11 ; *Burkill 36774, 36800* (CAL) = 13 ; *Burman 29* (L — *N° 908.203-1051*) = 1 ; *Büsgen 49* (BO) = 6 ; *Busse 1105* (G) = 9 ; *Buwalda 7294* (K, L, SING) = 6 ; *Cai 396, 680* (PE) = 10 ; *Caille s.n.* (CHEV. — *18221*) (K) = 9 ; *Z. Y. Cao 229* (PE) = 1 ; *Z. Y. Cao, 427, 490* (PE) = 9 ; *Cavalerie 1028, 1072* (K ?) = 9 ; *Cavalerie 3337* (K) = 9 ; *Cavalerie & Fortunat 179 + 715* (même planche) (P) = 9 ; *Cavalerie & Fortunat 1203* (P) = 9 ; *Chaffey 979* (K) = 9 ; *K. Y. Chan 1058* (K) = 3 ; *C. E. Chang 1548* (L) = 1 ; *C. E. Chang 3139* (K) = 10 ; *Chapman 3751, 3865, 4116, 4756, 5197* (K) = 9 ; *Chelliah 6936* (L) = 1 ; *Chevalier 6193, 7715* (P) = 9 ; *Chevalier 8107* (G, L, MPU, P) = 9 ; *Chevalier 8220* (P) = 9 ; *Chevalier 8243* (K, P) = 9 ; *Chevalier 8960, 20137* (P) = 9 ; *Chevalier 20392* (P) = 1b ; *Chevalier 21427, 22205, 23375, 23693* (P) = 9 ; *Chevalier 31992, 36968* (P) = 1b ; *Chevalier 38318, 38464* (P) = 1 ; *Chin 946* (KLU) = 6 ; *K. S. Chow & P. P. Wan 80037* (K, PE) = 15 ; *K. S. Chow & P. P. Wan 80103* (K, PE) = 1 ; *K. S. Chow & P. P. Wan 80367* (PE) = 1 ; *Z. X. Chu 1488* (PE) = 9 ; *N. K. Chun & C. L. Tso 43512, 44697* (B) = 1 ; *Clark 1715* (PNH) = 10 ; *Clark 2525* (BO, K, PNH, SING) = 10 ; *Clarke 6603* (K) = 9b ; *Clarke 11643A, 11665* (K) = 2 ; *Clarke 12014* (BM) = 1b ; *Clarke 19764* (BM) = 13 ; *Clarke 35498* (BM) = 1 ; *Clarke 41119A* (BM, K) = 9 ; *Clemens 17797* (BO, SING) = 10 ; *Clemens 43305* (G, K) = 4 ; *J. & M. S. Clemens 3397, 4449* (G) = 1 ; *Commerson s.n.* (G) = 10 ; *Conklin 17472* (L, PNH) = 10 ; *Copley B586* (G) = 9 ; *Counillon s.n.* (det. T. Tan. P1580) (P) = 1 ; *Craib 269* (CAL) = 13 ; *Cramer 4293* (K) = 7 ; *Cremers 1008* (G) = 9 ; *Cuming 1872* (K) = 10b ; *Curran 4143* (P, PNH) = 1 ; *Curran 4862, 4875, 4926* (PNH) = 10 ; *Curran & Merritt 16530* (BO, PNH) = 10b ; *Curtis 150* (P) = 1 ; *Dale 3134* (CM — *14371*) (G) = 9 ; *D'Alleizette s.n.* (L) = 3 ; *D'Alleizette 109* (P) = 1 ; *Dalzell s.n.* (K) = 9 ; *Dalzell 50* (K) = 7 ; *Dalzell 1644* (G) = 9 ; *Dalziel s.n.* (K) = 9 ; *Dang 695* (P) = 9 ; *Daramola et al. 120* (FHI — *90235*) (K) = 9 ; *Davidse 7910* (K) = 7 ; *De Castelnau 527* (P) = 9 ; *Decker 2* (P) = 1 ; *Delessert s.n.*, 1815 (G-DC) = 3 ; *Delessert s.n.*, 1822, (G-DC) = 3 ; *Demange 2083, 3434, 3631* (P) = 9 ; *Descoings 10272, 11000* (P) = 9 ; *De Sigaldy & Dau 80/TS* (P) = 9 ; *De Silva (Wallich 8508, 8508D, 8508E)* (G) = 13 ; *De Silva (Wallich 8511)* (G) = 1 ; *De Silva (Wallich 8513)* (BM, K) = 9b ; *De Vogel 3017* (BO, L) = 4b ; *De Vriese* (L — *N° 908.205-531*) = 1 ; *De Vriese & Teysmann s.n.* (K ; L — *N^os^ 909.18-548, -549 & -550, 908.154-263 & -264*) = 4b ; *De Wilde 7784* (B, P) = 9 ; *De Wilde et al. 10390* (K) = 9 ; *De Wilde et al. 12406* (L) = 12 ; *De Wilde et al. 12457* (BM, BO, K, L) = 12 ; *De Wilde et al. 13944* (BO, L) = 12 ; *De Wilde et al. 14476, 18879, 20132A* (L) = 12 ; *Dilmy 1090* (L) = 6 ; *Dobremez (DBR-NEP) 1807* (G) = *Murraya sp.* ; *Dodd s.n.*, 13.XII.1976 (K) = 4b ; *Dorgels 3204* (L — *N° 944.234-407*) = 6 ; *Dournes s.n.* (P) = 1b ; *Dreger s.n.* (ex P) (B) = 9 ; *EASJ 1152* (PE) = 9 ; *Eberhardt 2721, 2774, 2781* (P) = 1 ; *Eberhardt 4953, 4969* (P) = 3 ; *Edaño 73349* (BO, G) = 10 ; *Edaño 75856* (BO) = 10 ; *Edgeworth 281* (K) = 2 ; *Elbert 3649, 3705, 3930* (L) = 1 ; *Ellis 27073* (L) = 8 ; *Elmer 5961* (BO, G, K, P, PNH) = 10 ; *Elmer 6352* (BO, G, K, P, PNH) = 10b ; *Elmer 10530* (BM, BO, G, L, P) = 10 ; *Elmer 12782* (G) = 1 ; *Elmer 13147* (G) = 10 ; *Elmer 17945* (BM, BO, P) = 10 ; *Elmer 20915* (G) = 1 ; *Elmer & Merrill 3824* (PNH) = 10 ; *Endert 5265, 5379* (BO, K, L) = ? ; *Enti 1650* (K) = 9 ; *EPIA s.n.* (P) = 9 ; *Ern 3178* (K) = 9 ; *ESK 1605* (PE) = 9 ; *Etuge & Thomas 105* (K) = 9 ; *Eyma 2557* (L) = 4 ; *Eyre s.n.* (L — *N° 908.167-522*) = 9b ; *Falconer s.n.* (EIC — *335*) (K, L — *N° 908.167-105*) = 2 ; *Faurie 428* (G) = *Murraya euchrestifolia* ; *Fay 4363, 6840, 6841* (K) = 9 ; *K. M. Feng 12020, 13376* (PE) = 9 ; *Fénix 15640* (G) = 1 ; *Fidao s.n.* (P) = 9 ; *Fisher 371* (CAL) = 7 ; *Fischer & Gage 63* (G) = 8 ; *Flanagan 90* (G) = 9 ; *Fleury s.n.* (CHEV. — *38937*) (P) = 1 ; *Fontanilla 29451* (SING) = 10 ; *Forbes 1655, 1771B* (BM) = 1 ; *Foreman & Vinas 60244* (K, L) = 4 ; *Forsten s.n.*, VIII.1841 (L — *N° 908.204-126*) = 4b ; *Forsten s.n.* (L — *N° 908.204-16*) = 4b ; *Fox 54* (K) = 9 ;

Foxworthy 771 (PNH) = 1b ; *Friedberg s.n.* (L) = 1 ; *Friedberg 1247* (L) = 4 ; *Friis et al. 218* (K) = 9 ; *Friis & Vollesen 441* (K) = 9 ; *Fung 20054* (BM, G, P, PE, PNH, SING) = 1 ; *Fung 20073* (G, P, PE) = 1 ; *Fung 20122* (BM, G, K, P) = 15 ; *Gachathi 480* (B) = 9 ; *A. T. Gage 46* (CAL) = 9b ; *Gamble 795A, 1837A, 1846A, 16190, 16420* (K) = 9 ; *Gardner 1200* (BM, K) = 7 ; *Gardner 2399* (G) = 9 ; *Garner 409* (BM) = 9 ; *Garrett 279* (BM) = 15 ; *Garrett 1308* (K, P) = 15 ; *Garrett 1431, 1432* (PNH) = 1b ; *Gaudichaud 295* (P) = 1 ; *Geerling & Bokdam 2224* (K) = 9 ; *Geesink & Santisuk 5228* (L) = 1 ; *Geesink et al. 5646* (K, P) = 15 ; *Geesink et al. 6060, 6438* (L) = 6 ; *Geesink et al. 6858* (K, L, P) = 6 ; *Gilbert 255* (K) = 9 ; *Gilbert & Jefford 4399* (K) = 9 ; *Gillett 15072* (K) = 9 ; *Goetze 188* (K) = 9 ; *Goetze 1206* (G, L, P) = 9 ; *E. C. Gray 3571* (BO, K, L) = 4 ; *Griffith s.n.* (L) = 8 ? ; *Griffith* (EIC — *531*) (G) = 15 ; *Griffith* (EIC — *531*) (G, P) = 13 ; *Griffith* (EIC — *531*) (L — *N° 908.203-1076*) = 1 ; *Griffith* (EIC — *531bis*) (K) = 6 ; *Griffith s.n.* (EIC — *532*) (K, P) = 9 ; *Griffith s.n.* (EIC — *533*) (P) = 1b ; *Griffith 1808* (G) = 1b ; *Groenhard s.n.* (BO) = 6 ; *Gueinzius 127* (G) = 9 ; *Guinea 1020* (G) = 9 ; *Guinea s.n.* (K) = 9 ; *Guinet 188* (P) = 1b ; *Haarer 2167* (CM — *9724*) (G) = 9 ; *Haerdi 293* (G) = 9 ; *Hakki et al. 135, 616* (K) = 9 ; *Hallier s.n.* (L, PNH) = 10b ; *Hance 21687* (BM) = 13 ; *Hansen 11302* (K, L) = 11b ; *Hansen 11311* (K, L) = 6 ; *Hansen 11324* (L) = 6 ; *Hansen 11970* (K) = 1 ; *Hansen 12278* (L) = 1 ; *Hansen et al. s.n.* (FT — *31331*) (L) = 11b ; *Hansen et al. 11101* (FT — *31341*) (L) = 11 ; *Harmand s.n.* (G, P) = 1 ; *Harmand s.n.* (Hb. *Pierre 3875*) (MPU, P) = 6 ; *Harmand 121* (Hb. *Pierre 3887*) (L, MPU, P) = 1b ; *Harmand 176* (P) = 1b ; *Harmand 1166* (P) = 1 ; *Hartley 10749* (L) = 4b ; *Hartley 12377* (G, L) = 4 ; *Hasskarl s.n.* (P) = 1 ; *Havel 9109* (BO, K, L, SING) = 4 ; *Havel & Kongara 17314* (BO, K, L) = 4 ; *Helfer s.n.* (PNH) = 1b ; *Helfer s.n.* (EIC — *531*) (K) = 6 ; *Helfer s.n.* (EIC — *533*) (BM, G, P) = 1b ; *Henderson 23820* (BM, K, L) = 6 ; *Henderson 29579* (P) = 1 ; *Henry 599* (K) = 1 ; *Henry 3127* (BM, K, P) = 9 ; *Henry 4122* (BM, K) = 9 ; *Henry 8023* (K) = 1 ; *Henry 8090* (K, P) = 1 ; *Henry 8324* (G, K) = 1 ; *Henry 11914A* (K) = 1 ; *Henry 11914D* (K) = 9 ; *Henry 12190* (K, PE) = 15 ; *Henry 13028, 13028bis* (K) = 9 ; *Henty 10597* (L) = 4 ; *Herman 2004* (G) = 9 ; *Herre 1020* (B) = 1 ; *Hiêp 595, 796, 899* (P) = 1 ; *Hochreutiner 2577* (G) = 1 ; *Hoogland 4730* (BM, K) = 4 ; *Hooker s.n.* (P) = 1b ; *Hooker 7, 132* (K) = 9 ; *Hook. & Thoms. s.n.* (det. T. Tanaka H428) (G) = 8 ; *Hook. & Thoms. s.n.* (K, L, P) = 9 ; *Hook. & Thoms. s.n.* (BM, K) = 13 ; *Hook. & Thoms. s.n.* (K — *N° 51*) = 9 ; *Hook. & Thoms. s.n.* (P, L — *N° 908.203-1077*) = 13 ; *Hook. & Thoms. 442* (K) = 9 ; *Hook. & Thoms. 840* (K) = 13 ; *Horsfield s.n.* (BM, K) = 6 ; *Hosseus 478a* (P) = 1b ; *F. C. How 70463* (L, PE) = 1b ; *F. C. How 70776* (L) = 1b ; *F. C. How 71620* (G, P, PE) = 1 ; *F. C. How 71940* (SING) = 1 ; *F. C. How 72426* (PE) = 1 ; *F. C. How & N. K. Chun 70088* (B) = 3 ; *Howard IM7* (K) = 9 ; *C. C. Huang 10404* (PE) = 10 ; *Z. Huang 43362* (PE) = 9 ; *Huitema s.n.* (BO) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *Humbert 17307* (P) = 9 ; *Humbert & Capuron 24407* (G, K) = 1 ; *Hyland 7314* (L) = 4 ; *Iboet 236* (BO) = 1 ; *Inayat s.n.* (G) = 2 ; *Inayat 21612* (K) = 2 ; *Inayat 21612C* (CAL) = 2 ; *Inayat 21613* (K) = 2 ; *Inayat 23578* (CAL) = 2 ; *Inayat 29305* (MPU) = 2 ; *Irving 23, 88/121* (K) = 9 ; *Isert s.n.* (B-W — *N° 7292*) = 9 ; *Jacobs 8107* (L) = 1 ; *Jacques-Felix 9062* (K, P) = 9 ; *Jadin s.n.* (MPU) = 4 ; *Jadin 8* (MPU) = 7 ; *Jagarmani 1345* (G) = 13 ; *James 2338* (CM — *5628*) (G) = 9 ; *Jayasuriya 357* (K) = 7 ; *Jayasuriya 362* (K) = 9 ; *Jayasuriya & Austin 2259* (K) = 7 ; *Jeffrey 569, 570* (BO, K, L) = 1 ; *Johnson 543* (K) = 9 ; *Junghuhn s.n.* (L — *N° 908.205-235*) ; *22* (L — *N° 908.203-1216 & -1226*) ; *113* (L — *N° 908.205-226*) = 1 ; *Junod 701* (G) = 9 ; *Kanehira s.n.* (PNH) = 1 ; *Kao 9743* (L) = 1 ; *Kasin 186* (BO, L, P, PNH) = 9b ; *Kasin 187* (BO, G, L, P, SING) = 6 ; *Keay 16037* (K) = 9 ; *Keay & Lightbody 28491* (K) = 9 ; *Keith 7222* (P) = 1 ; *Kerr 1007* (K) = 1b ; *Kerr 1027* (BM, K) = 11 ; *Kerr 2514, 5136* (BM, K) = 15 ; *Kerr 5486, 5486A* (BM) = 9b ; *Kerr 5679* (BM, K) = 11b ; *Kerr 5800* (P) = 1b ; *Kerr 8388* (BM, K) = 11b ; *Kerr 8782* (BM, K, SING) = 11b ; *Kerr 9918* (BM, SING) = 6 ; *Kerr 10157* (BM, K) = 6 ; *Kerr 10226* (BM, K, L) = 6 ; *Kerr 10468* (BM, K, L, P) = 9b ; *Kerr 10506* (BM, K, L, P) = 11 ; *Kerr 10870* (BM, K, L) = 6 ; *Kerr 11506* (K) = 6 ; *Kerr 11826, Kerr 11826A* (BM, K) = 6 ; *Kerr 12911* (K) = 6 ; *Kerr 17014* (K, L) = 1 ; *Kerr 17506* (K) = 6 ; *Kerr 18001* (BM, K, L) = 6 ; *Kerr 20841* (BM, K, P) = 15 ; *Khan et al. 5602* (L) = 13 ; *King 264* (BO, SING) = 9b ; *King 418* (P) = 13 ; *King 476* (CAL, G, P) = 9b ; *King 499* (P) = 13 ; *King 4996* (P) = 1 ; *Kingdon-Ward 18422* (BM) = 9b ; *Klein s.n.* (B-W — *N° 7293*) = 9 ; *Kloss 7035* (K) = 6 ; *S. P. Ko 52223* (PE) = 1 ; *S. P. Ko 52974, 53731, 53789* (PE) = 9 ; *Koechlin 4017* (P) = 9 ; *Koelz 27436* (L) = 1 ; *Koelz 28197, 29831* (L) = 13 ; *Koelz 29978* (L) = 9b ; *Koelz 30081* (L) = 13 ; *Koelz 30356* (L) = 1 ; *Kondo & Edaño 36793* (PNH) = 10 ; *Koorders 14095β, 20174β* (P) = 1 ; *Koorders 21594β, 21863β, 22805β, 29065β, 30224β,* (BO) = 6 ; *Kooy, C. V. 1399* (L) = 4 ; *Korthals s.n.* (L — *N° 908.205-7*) = 10 ; *Kostermans s.n.* (*Peradenyia*, 04/1969) (P) = 7 ; *Kostermans 780* (K, L) = 11 ; *Kostermans 4071* (PNH) = 1b ; *Kostermans 22050* (BO) = 1 ; *Kostermans 22105* (BO, G, L) = 4 ; *Kostermans 23479* (K, L, P) =

7 ; *Kostermans 24090A* (G, L) = 7 ; *Kostermans 24879* (G, K, L, P) = 7 ; *Kostermans 27004* (G) = 7 ; *Kostermans et al. 270* (L) = 6 ; *Krebs 41* (G) = 9 ; *Krukoff 4018* (G) = 1 ; *Kurz s.n.* (BO) = 2 ; *Kurz s.n.* (L — *N° 908.203-1075*) = 13 + fruits = 1 ; *Kurz 1995* (CAL) = 14 ; *Lahaye s.n.* (Java) (G, G-DC) = 1 ; *H. J. Lam 7344* (L) = 7 ; *Lambert s.n.* (P) = 13 ; *Larsen 1945* (P) = 1 ; *Larsen 3042* (L) = 15 ; *Larsen 9054* (K, L) = 13 ; *Larsen 10321* (L) = 6 ; *Larsen et al. 30986* (P) = 1 ; *Larsen et al. 31929* (L) = 6 ; *Larsen et al. 33823* (P) = 1 ; *Lau 1922, 3602* (P) = 1 ; *Lau 26710* (PE) = 1 ; *Lecomte & Finet s.n., 1146* (P) = 1 ; *Lê Công Kiêt 201* (P) = 1b ; *B. G. Lee 5421* (PE) = 9 ; *Leeuwenberg 3848* (K, P) = 9 ; *Lehmann 1832* (P) = 9 ; *Lei, C. I. 300* (K, P, PE) = 1 ; *Lei, C. I. 359* (B) = 3 ; *Lei, C. I. 467* (BO, K, P, PE, SING) = 1 ; *Lely P109* (K) = 9 ; *Léonard 5226* (L) = 9 ; *Léopold & Saikeh 82626* (KLU, L) = 1 ; *Lépine s.n.* (P) = 9 ; *Leschenault 52* (P) = 9 ; *Leschenault 276 ?* (P) = 6 ; *Leschenault 864* (P) = 9 ; *Le Testu 2620* (K) = 9 ; *Le Testu 3800* (K, P) = 9 ; *Letouzey 1884, 2951* (P) = 9 ; *Letouzey 4350* (K, P) = 9 ; *Letouzey 4350bis* (P) = 9 ; *Letouzey 8551* (G, P) = 9 ; *Letouzey 10627* (P) = 9 ; *Letouzey 12121* (K, P) = 9 ; *Lewalle 6076* (G) = 9 ; *C. Z. Li 449, 517, 557* (PE) = 9 ; *G. F. Li 64257* (PE) = 9 ; *Z. Li 600625* (PE) = 9 ; *Z. Li 601850* (PE) = 10 ; *Liang 61597* (B) = 1 ; *Liang 65437* (P) = 1 ; *Lightbody 26301* (K) = 9 ; *Linsley Gressitt 799, 895* (G) = 1 ; *L. H. Liu 15544* (PE) = 9 ; *T. N. Liu 18564* (PE) = 1 ; *W. X. Liu 778* (PE) = 10 ; *Loher 195, 197, 226, 5701, 5715, 5721, 5732, 6817* (K) = 10 ; *Loher 13286* (P) = 10 ; *Lörzing 5068, 5567* (BO) = 12 ; *Lörzing 6825* (BO, L) = 12 ; *Lörzing 11425* (BO) = 12 ; *Lörzing 12335* (BO, L) = 12 ; *Loureiro s.n.* (P) = 3 ; *Lowe 3749* (UIH — *18384*) (K) = 9 ; *Lütjeharms 5431* (G) = 1 ; *MacClelland 20* (K) = 1b ; *MacClure 8995* (LU, G-photo) = 1 ; *MacClure 9735* (K, P, PNH) = 1 ; *Macé s.n.* (P) = 13 ; *MacGillivray 14* (K) = 4 ; *MacRae 27* (BM) = 7 ; *Magnen et al. s.n.* (P) = 1b ; *Maier & Sarip 13, 118* (BO) = 6 ; *Makin 150, 265* (BM) = 2 ; *Mann s.n.* (CAL) = 13 ; *Marcan 2626* (BM) = 6 ; *Marcan 2690* (BM, L) = 6 ; *Marché 19* (P) = 1 ; *Marmo 294* (K) = 9 ; *M. Martin 87* (P) = 1b ; *Matthew & Venugopal 1952* (K) = 9 ; *J. F. Maxwell 75-499* (L) = 6 ; *J. F. Maxwell 82-64* (KLU) = 1 ; *Medley Wood 5428* (G, P) = 9 ; *Medley Wood 6491* (G) = 9 ; *Meebold 15090* (CAL) = 14 ; *Meijer 10749* (BO, L) = 1 ? ; *Meijer & Noerta 8070* (BO, L) = 6 ; *Meikle 1128*, 1263 (K, P) = 9 ; *Mendoza 97843* (L, PNH) = 10 ; *Merpu 651* (K) = 6 ; *Merrill 673* (PNH) = 1b ; *Merrill 1012* (BM, BO, K, P) = 10 ; *Merrill 1265* (G, L, PNH, P) = 1 ; *Merrill 1791* (BM, BO, G, P, PE, PNH, SING) = 10 ; *Merrill 2509* (BM, K, PNH, SING) = 10 ; *Merrill 3824* (BM, K, P, PNH) = 10 ; *Merrill 7756* (BM, BO, K, P, PNH) = 10 ; *Merrill 9544* (BO, K, PNH) = 10 ; *Meyer 7728, 7928, 8149* (K) = 9 ; *Mezili 67* (P) = 9 ; *Mitchell 175* (K) = 1 ; *Mooney 2513* (K) = 13 ; *Mooney 3807* (L) = 1b ; *Mooney 6666, 7755* (K) = 9 ; *Morton A1922* (K) = 9 ; *Morton & Gledhill 1033, 1852* (K) = 9 ; *Moxna Hale 31* (CM — *18799*) (G) = 9 ; *Murata et al. 16294* (L) = 6 ; *Muter 425* (K) = 1b ; *Nana 17* (SFRK — *2711*) (P) = 9 ; *Napier 86* (G) = 9 ; *Nedi 339* (BO) = 4b ; *Ngameni Kamga 133* (P) = 9 ; *Nicolson 2838* (BM) = 2 ; *Nooteboom 3364* (L) = 9 ; *Noury* (CHEV. — *25606*) (P) = 9 ; *Odewo 67121* (K) = 9 ; *Onggib 10587* (P) = 1 ; *H. d'Orléans s.n.* (P) = 1 ; *H. d'Orléans s.n.* (P) = 15 ; *Parkinson 1606* (K) = 6 ; *Parry 723* (K) = 1b ; *Patel 291* (G) = 9 ; *Pedrono 156* (P-V) = 15 ; *Perrottet 77* (G) = 9 ; *Pételot 396 (P) = 10 ; Pételot 973* (B) = 3 ; *Phengklai et al. s.n.* (K, L) = 6 ; *Phusomsaeng 39* (FT — *47621*) (L) = 1b ; *Pierlot 1815* (G) = 9 ; *Pierre s.n.* (P) = 2 ; *Pierre 832* (P) = 6 ; *Pierre 834* (P) = 1b ; *Pierre 835* (G, P) = 1 ; *Pierre 1303* (MPU, P) = 1 ; *Pierre 1562, 3881* (P) = 1 ; *Pierre 3887* (G, L, MPU, P) = 1b ; *Pierre 3888* (MPU, P) = 9b ; *Pierre 3894* (P) = 1 ; *Pierre 3895* (G) = *Murraya sp.* ; *Pierre 3896* (P) = 1 ; *Pierre 3898* (MPU, P) = 13 ; *Pierre 4002* (P) = 1b ; *Pobéguin 118, 236* (P) = 9 ; *Poilane s.n.* (CHEV. — *40900*) (P) = 1 ; *Poilane 1242, 1649* (P) = 1 ; *Poilane 1703* (P) = 3 ; *Poilane 1765* (P) = 6 ; *Poilane 3351, 4211, 5814, 6021, 6078, 7306, 10657* (P) = 1 ; *Poilane 10864* (P) = 1b ; *Poilane 11484, 13273* (P) = 11b ; *Poilane 13326, 16443, 16744* (P) = 1 ; *Poilane 18932* (P) = 15 ; *Poilane 19788* (P) = 1 ; *Poilane 20238* (P) = 15 ; *Poilane 21176, 22302* (P) = 1 ; *Poilane 24510* (P) = 5 ; *Poilane 24841* (P) = 1 ; *Poilane 25365* (P) = 1b ; *Poilane 26168* (P) = 15 ; *Poilane 31433, 31566* (P) = 1 ; *Poisson s.n., 03-2-19* (P) = 9 ; *Pole-Evans 3754* (P) = 9 ; *Pottier 93* (P-V) = 15 ; *Pottier 763* (P-V) = 11b ; *Potts s.n.* (BM) = 1 ; *Powell 36* (K, L) = 1 ; *Praetorius s.n.* (L) = 1 ; *Prains s.n.* (P) = 1 ; *Prawiroatmodjo et al. 1625, 1681* (L) = 1 ; *Prazer 10* (CAL) = 13 ; *Price 633* (K) = 1 ; *Pullen 3674* (L) = 4 ; *Put 957* (K) = 6 ; *Put 1461* (K) = 1 ; *Put 2279* (BM, K) = 6 ; *Put 3582* (L) = 6 ; *Put 3899* (B) = 1 ; *Put 4065* (BM, K) = 11b ; *Z. G. Que 1158* (PE) = 10 ; *Rahmat si Boeea 6033* (L) = 12 ; *Ramlanto 124* (K, L) = 1 ; *Ramos 1437* (BO) = 10 ; *Ramos 7863* (BO, PNH) = 10b ; *Ramos 13667* (G, PNH) = 10 ; *Ramos 23346* (BM, BO, K, KLU, P, SING) = 10 ; *Ramos 32788* (SING) = 10 ; *Ramos 76724* (SING) = 10b ; *Ramos & Edaño 34153* (K) = 10 ; *Ramos & Edaño 36677* (K) = 1 ; *Ramos & Edaño 37876* (L, P) = 10b ; *Ramos & Edaño 37928* (BO) = 10b ; *Ramos & Edaño 44142* (BO, P) = 1 ; *Ramos & Edaño 48951, 48983* (BO) = 10 ; *Ramos & Edaño 49087* (SING) = ? (*non Clausena*) ; *Ramos*

& Edaño 75558 (SING) = 10 ; *Raynal 10558* (P) = 9 ; *Reillo 16293* (PNH) = 10 ; *Ribu 725* (CAL) = 1 ; *Richard s.n.* (P) = 9 ; *Ridsdale 133* (L) = 8 ; *Ridsdale 193* (K, L, SING) = 9 ; *Ridsdale 331* (K, L, SING) = 7 ; *Ridsdale 551* (L) = 8 ; *Ridsdale 1765* (BO, K, L) = 10 ; *Ridsdale & Lavarack 3111* (BO, K, L) = 4 ; *Riedel s.n.* (K) = 1 ; *Ritchie 1644* (K) = 9 ; *Robert 32* (P) = 1b ; *Roberty 13084, 13093, 17740* (G) = 9 ; *Robinson 1109* (P, PNH) = 1 ; *Robinson 1524* (P) = 1 ; *Rodenburg 61* (L) = 9 ; *Rodriguez 2003* (CAL) = 9 ; *F. A. Rogers 28606* (G) = 9 ; *Rosenbluth 12613* (PNH) = 10 ; *Rowland s.n.* (K — *N° 333*) = 9 ; *Roxburgh s.n.* (G-DC) = ? ; *Roxburgh s.n.* (BM, B-W — *N° 7294*, G, K) = 1 ; *Roxburgh s.n.* (BM, G) = 13 ; *Roxburgh s.n.* (BM) = 9 ; *Roxburgh 2484* (BM) = 2 ; *Royle s.n.* (K) = 13 ; *Rudatis 1093* (G) = 9 ; *Rup Chand 2940, 2985, 3040, 3123* (L) = 1 ; *Rup Chand 4342* (L) = 9b ; *Rup Chand 4618, 5612, 5718* (L) = 13 ; *P. T. Russell 1854* (CAL) = 14 ; *Saldanha 13787, 16739* (K) = 9 ; *Samsuri Ahmad 624* (G, KLU) = 6 ; *Sanderson 47* (K, L) = 4 ; *Sandkuhl 271, 359, 21295* (PNH) = 10 ; *Sangkhachand 631* (FT — *37381*) (K, L, P) = 6 ; *Scheffler 231* (G, L) = 9 ; *Scheffler 265* (G) = 9 ; *Schlechter 6162* (G, MPU) = 9 ; *Schlechter 12071* (G) = 9 ; *Schlechter 18476* (K) = 4b ; *Schlieben 1146A, 1475, 3193, 4307* (G) = 9 ; *Schlieben 4652* (B) = 9 ; *Schlieben 5797* (G) = 9 ; *Schlieben 7332* (B, G) = 9 ; *Schmid s.n.* (P) = 1b ; *Schmutz 808* (L) = 1 ; *Schmutz 1840* (L) = 4 ; *Schweinfurt 3182, 3469* (K) = 9 ; *Scortechini s.n.* (G, P) = 1 ; *Scott Elliott* (K — *N° 345*) = 9 ; *K. M. Sebastian 2422* (CAL) = 9 ; *SFRC 4488* (P) = 9 ; *Sganzin 222* (P) = 13 ; *Shaik Mokim 723* (G) = 1 ; *Shaik Mokim 25* (G) = 6 ; *Sibat ak Luang 23205* (K, L) = 10c ; *Sieber 306* (G) = 3 ; *J. K. Sikdar 6978* (CAL) = 1 ; *Sillitoe 289* (K) = 9 ; *Sieber 1826* (G-DC) = 3 ; *Simond s.n.* (P) = 10 ; *Sita 1485* (P) = 9 ; *L. S. Smith 4632* (K, L) = 4 ; *Smith & Pedley 10015* (L) = 4 ; *Smitinand 12399* (FT — *36619*) (L) = 1b ; *Snowden 884* (G) = 9 ; *Sohmer & Sumithraarachchi 10740* (P) = 7 ; *Squires 800* (G) = 1 ; *SREPY s.n.* (PE) = 10 ; *SREPY 25, 61, 89* (PE) = 1 ; *SREPY 344* (PE) = 15 ; *SREPY 769, 2255* (PE) = 10 ; *SREPY 2303* (PE) = 12 ; *SREPY 2661, 2672* (PE) = 1 ; *SREPY 2711* (PE) = 10 ; *SREPY 3061* (PE) = 1 ; *SREPY 3723* (PE) = 12 ; *SREPY 3880* (PE) = 10 ; *SREPY 6086* (PE) = 9 ; *SREPY 51936* (PE) = 10 ; *Stainton et al. 284* (BM) = 9 ; *Stannard & Sands 1451, 1944* (K) = 9 ; *Stauffer 5219* (G, L) = 9 ; *Sté Comores-Bambao s.n.* (P) = 9 ; *Steward & Cheo 476, 1203* (BM, BO, G, P, SING) = 9 ; *Stewart 8888* (L) = 9 ; *Stocks s.n.* (K, L, P) = 9 ; *Stolz 164, 325* (G, L) = 9 ; *Stolz 882* (B, G, L) = 9 ; *Stolz 1631* (P) = 9 ; *Stolz 1868* (G, L) = 9 ; *Stolz 1952* (G) = 9 ; *Stolz 2229* (L) = 9 ; *Stone 9621* (G) = 1 (b ?) ; *Stone 13298* (KLU) = 9b ; *Stuhlmann 1162* (K) = 9 ; *Subramanian 219* (L) = 9 ; *Sukamto 387* (BO) = 1 ; *Sulit 8486* (PNH) = 10 ; *Sulit 32806* (BO, K, L) = 10 ; *Sulit & Conklin 16879* (PNH) = 1b ; *Sumitraarachchi 796* (K, KLU) = 9 ; *Sundara Raghavan 80963* (CAL) = 7 ; *Sundara Raghavan 81116* (CAL) = 9 ; *Sundara Raghavan 97117* (K) = 7 ; *Sutrisno 40* (P, SING) = 10 (cv. 'Clausanis') ; *H. O. Swa 7* (P, SING) = 1 ; *Talbot 247* (CAL) = 7 ; *Talbot 428* (K) = 9 ; *Talbot 1208* (K) = 7 ; *Talbot 1210* (CAL) = 9 ; *Talbot 1500* (K) = 9 ; *Talbot 3591* (CAL, K) = 9 ; *Tamesis 21514* (PNH, P) = 10 ; *Taylor 2496B, 2551A* (BO) = 4b ; *Taylor (NM-II)P262* (K) = 4b ; *Teysmann s.n.* (BO) = 6 ; *Teysmann 5667* (BO) = 4b ; *Teysmann 5764* (BO) = 1 ; *Thomas 325, 4606* (K) = 9 ; *Thompson 46* (K) = 2 ; *Thomson 82* (K) = 9 ; *Thorel s.n.* (Nong Kay) (P) = 11b ; *Thorel s.n.* (Laos) (P) = 15 ; *Thorel s.n.* (Stung Treng) (K, P) = 1b ; *Thorel 1106* (PNH) = 1b ; *Thorel 1161* (P) = 1 ; *Thorel 2158* (PNH, P) = 11b ; *Thorel 3379* (P) = 6 ; *Thorenaar 88* (BO) = 6 ; *Thorne 20021a* (L) = 4 ; *Thwaites 1203* (BM, K, P) = 7 ; *Thwaites 1204* (BM, G, K, P) = 9 ; *Thwaites 2421* (BM, G, K, P) = 7 ; *Thwaites 2546* (BM, G, K, P) = 9 ; *Tirvengadum et al. 486* (K, KLU) = 9 ; *Tisserant 1739* (K, P) = 9 ; *Tixier 17/3/56-29* (P) = 11b ; *To & Ts'ang 12880* (BM, P) = 9 ; *H. T. Tsai 53186, 57135* (PE) = 9 ; *W. T. Tsang 5* (LU — *15504*) (G, PE) = 1 ; *W. T. Tsang 157* (LU — *16906*) (B) = 3 ; *W. T. Tsang 251* (LU — *17000*) (B, PE) = 1 ; *W. T. Tsang 657* (LU — *17407*) (B) = 1 ; *W. T. Tsang 658* (PE) = 1 ; *W. T. Tsang 27288* (P) = 1 ; *W. T. Tsang 28979* (P, SING) = 1 ; *W. T. Tsang 29803, 30017* (G, P, SING) = 1 ; *Y. Tsiang 2245* (K, P, PE, SING) = 1 ; *Y. Tsiang 6834, 7149, 7204, 8507* (PE) = 9 ; *Tso 23027* (P) = 1b ; *Tsui 576* (K, L, P, PE) = 9 ; *Vajravelu 48954* (CAL) = 7 ; *Van Balgooy 2999* (BO) = 6 ; *Van Beusekom et al. 2* (L) = 1 ; *Van Beusekom et al. 322* (K, P) = 1b ; *Van Beusekom et al. 2785* (L, P) = 6 ; *Van Beusekom et al. 2792* (P) = 1 ; *Van Beusekom et al. 3734* (K, L) = 6 ; *Van Dillewijn & Demandt s.n.* (L) = 6 ; *Vanoverbergh 1753* (PNH) = 10 ; *Van Steenis 436+437* (même planche) (BO) = 6 ; *Van Steenis 18249* (BM, L) = 4 ; *Vaughan 13479* (K) = 1 ; *Veldkamp 8062* (L) = 10c ; *Verheijen 2626* (L) = 1 ; *Verheijen 3278* (L) = 4 ; *Vesey-Fitzgerald 120* (G) = 9 ; *J. Vidal 1069B* (P, P-V) = 1 ; *J. Vidal 1126* (P) = 11b ; *J. Vidal 1534* (P, P-V) = 1 ; *J. Vidal 1569* (P) = 15 ; *J. Vidal 1643* (P, P-V) = 1 ; *J. Vidal 1723* (P, P-V) = 11b ; *J. Vidal 4688* (P, P-V) = 1 ; *J. Vidal 5319* (P) = 1 ; *S. Vidal 142, 144, 1217, 2257* (K) = 10 ; *S. Vidal 2258* (K) = 10b ; *Villamil 21377* (PNH) = 10 ; *Villiers 333* (P) = 9 ; *Volkens 981, 1418* (G) = 9 ; *Volkens 1891* (G, K) = 9 ; *Von Mueller s.n.* (1876) (BO, G, K, P) = 4 ; *Waas 1545* (K) = 7 ; *Walker*

s.n. (K) = 7 ; *Walker 190* (G) = 7 ; *Wallich s.n.* (P) = 9 ; *Wallich s.n.* (Gaud.*-532, -553*) (G, P) = 2 ; *Wallich s.n.* (Gaud.*-554*) (G, P) = 13 ; *Wallich s.n.* (Gaud.*-557*) (P) = 2 ; *Wallich s.n.* (Gaud.*-558*) (G, P) = 1 ; *Wallich 239, 247* (BM) = 13 ; *Wallich 6367* (G, K-W) = 13 ; *Wallich 6370* suppl. (K-W) = 11 ; *Wallich 8309B* (P) = 9 ; *Wallich 8507* (BM, G, K, P) = 9 ; *Wallich 8508* (BM, P) = 13 ; *Wallich 8508D* (G) = 13 ; *Wallich 8509* (BM, G, K) = 9 ; *Wallich 8509B* (G) = 9 ; *Wallich 8510* (K) = 9 ; *Wallich 8511* (coll. *De Silva*) (G) = 1 ; *Wallich 8512* (BM, P) = 1 ; *Wallich 8512C* (G) = 1 ; *Wallich 8513* (coll. *De Silva*), *8514* (K) = 9b ; *C. W. Wang 33731* (P) = 15 ; *C. W. Wang 73453* (PE) = 15 ; *C. W. Wang 73609, 74033* (PE) = 1 ; *C. W. Wang 74872, 75574, 75737, 76872, 77637* (PE) = 15 ; *C. W. Wang 79854* (PE) = 1 ; *Wang & Liu 83711, 85006, 85087, 85697* (PE) = 9 ; *Wang & Liu 85732, 86046* (PE) = 12 ; *Wang & Liu 87174, 89166, 89323, 89527* (PE) = 10 ; *Welwitsch 1315b* (G) = *Fagaropsis angolensis* Hiern ; *Welwitsch 1320* (BM, G, P) = 9 ; *Welwitsch 1321* (BM) = 9 ; *White 9605* (K, P) = 4 ; *Whitford 1339* (BO, G, K, P, PNH) = 10 ; *Whyte s.n.* (G) = 9 ; *Wiakabu & Kauning 70335* (L) = 4 ; *Wight 328* (G) = 9 ; *Wight 328a* (G, K, P) = 9 ; *Wight 329* (G, P) = 9 ; *Wight 329a* (G, K, P) = 9 ; *Wight 373* (L) = 9 ; *Wight 374* (K, L, P) = 9 ; *Wight 379, 574* (K) = 9 ; *Wild 1456* (P) = 9 ; *Williams 1029* (K, PNH) = 10 ; *Williams & Stainton 8201, 8202* (BM, K) = 1b ; *Wilson 755* (BM, K) = 9 ; *Wilson 1173* (K) = 9 ; *Wilson 10968* (BM, K) = 1 ; *Winit 4* (BM, K) = 15 ; *Winit 1622* (K) = 11 ; *Winit 1687, 1764* (K) = 11b ; *Wiriadinata & Maskuri 686* (BO) = 12 ; *Wisse 8* (L — *N° 922.66-555*) = 6 ; *Womersley 14206, 19111* (K, L) = 4 ; *Worthington 2786, 4330* (BM) = 7 ; *Worthington 4584* (K) = 9 ; *Worthington 4808* (BM) = 7 ; *Worthington 6698* (K) = 7 ; *Wrigley & Melville 571* (K, P) = 9 ; *M. Y. Xiao 56, 120* (PE) = 10 ; *Xiong & Zhou 91814, 91836* (PE) = 9 ; *Y. C. Xu 578* (PE) = 10 ; *T. T. Yu 15924* (PE) = 15 ; *T. T. Yu 16229* (PE) = 1 ; *T. T. Yu 16851* (PE) = 15 ; *T. T. Yu 17702* (PE) = 9 ; *Zeyher s.n.* (G) = 9 ; *Zeyher 37* (G, L, P) = 9 ; *Zeyher & Ecklon s.n.* (P) = 9 ; *Zeyher & Ecklon 118* (B) = 9 ; *Zeyher & Ecklon 1138* (G) = 9 ; *Z. S. Zhang & Y. T. Zhang 3146, 3153, 4903, 5170, 5438, 6203, 6629, 6703, 6799, 6919, 7242, 7764, 7767, 8731* (PE) = 9 ; *Zollinger 167, 447* (G, P) = 1 ; *Zollinger 2658* (BM, BO, G, P) = 6 ; *Zollinger 2878* (BM, K, L, P) = 6.

NOTE : pour limiter la longueur de cette liste, de nombreux échantillons de *C. anisata* africains de P et K, de *C. excavata* de BO et de *C. lansium* de PE, qui ne posent aucun problème d'identification, ont été omis.

INDEX DES NOMS LATINS

Les taxa nouveaux sont en **caractères gras**.
Les synonymes sont en *italiques*.

ACRONYCHIA J. & G. Forster
- laurifolia Blume, 144

AMYRIS P. Br.
- *anisata* Roxb. ex Steudel, 138
- *anisata* Willd., 129
- *dentata* auct. *non* Willd.,143
- *dentata* Willd., 129
- *graveolens* Buch. - Ham. ex Wight & Arn., 115
- *graveolens* (Kunth) Sprengel, 115
- *heptaphylla* Roxb., 138
- *inaequalis* (DC.) Sprengel, 129
- *nana* Roxb., 129
- *pentaphylla* Roxb., 117
- *punctata* Roxb., 115
- *smithiana* mss., 117
- *suffruticosa* Roxb., 132
- *sumatrana* Roxb., 115

AULACIA Lour.
- *punctata* (Sonn.) Räusch., 120

BERGERA König ex L.
- *koenigii* auct. *non* L., 129
- *koenigii* L., 129
- *nitida* Thwaites, 126
- *wallichii* DC. ex Oliver, 136

BURSERA Jacq. ex L.
- graveolens (Kunth) Triana & Planchon, 115

CLAUSENA Burm. f.
- sect. **Axillanthus** J. F. Mol., 113, 128
- sect. Clausena Burm. f., 113, 114
- sect. **Drakanthus** J. F. Mol., 113, 141
- sect. **Piptostylis** (Dalzell) J. F. Mol., 113, 125
- *abyssinica* (Engl.) Engl., 130
- anisata (Willd.) Hook. f. ex Benth., 113, 128

— var. anisata (Willd.) Hook. f. ex Benth., 132, 133, 139
— var. *mollis* A. Chev., 130
— var. *mollis* Engl., 130
— var. *multijuga* Welw. ex Hiern, 130
— var. **paucijuga** (Kurz) J. F. Mol., 132, 133, 139
— var. *pubescens* Engl., 130
anisata (Willd.) Oliver, 129
anisum-olens (Blanco) Merr., 132
austroindica B. C. Stone & H. K. Nair, 113, 127
bergeyckiana De Wild. & T. Durand, 130
brevistyla Oliver, 114, 121
— var. brevistyla Oliver, 114, 119, 122
— var. *halmaheirae* (Miq.) Swingle, 122
— var. **papuana** (Lauterb.) J. F. Mol., 113, 114, 122
calciphila B. C. Stone, 136
cambodiana (Pierre) Pierre ex Guillaumin, 124
chrysogyne Miq., 143
citriodora Merr., 143
corymbiflora Linden, 143
crenulata (Turcz.) F. Muell., 143
dentata (Willd.) M. Roemer, 129
— var. *dulcis* (Beddome) Swingle, 130
— var. *dunniana* (A. Léveillé) Swingle, 130
— var. *henryi* Swingle, 130
— var. *longipes* (Craib) T. Tanaka, 132
— var. *nana* (Roxb.) Balakr., 129
— var. *pubescens* (Wight & Arn.) T. Tanaka, 129
— var. *robusta* T. Tanaka, 130
dunniana A. Léveillé, 130
— var. *robusta* (T. Tanaka) C. C. Huang, 130
emarginata C. C. Huang, 134
engleri T. Tanaka, 113, 133, 137, 139
esquirolii A. Léveillé, 143
euchrestifolia (Hayata) Kaneh., 143
excavata Burm. f., 108, 113, 115
— var. excavata Burm. f., 114, 117, 119
— var. *lunulata* (Hayata) T. Tanaka, 115
— var. *tomentosa* Kuntze, 115
— var. villosa Hook. f., 114, 117
excavata auct. *non* Burm. f., 134
ferruginea C. C. Huang, 143
forbesii Engl., 115
grandifolia Merr., 134
guillauminii T. Tanaka, 137
halmaheirae Miq., 122
harmandiana (Pierre) Pierre ex Guillaumin, 114, 119, 124
— var *contracta* T. Tanaka, 124
— var. *papuana* (Lauterb.) T. Tanaka, 122
henryi (Swingle) C. C. Huang, 130
heptaphylla auct. *non* (Roxb.) Steudel, 127
heptaphylla (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, 113, 133, 138, 139
— var. *engleri* (T. Tanaka) Swingle, 137
— var. *pubescens* Oliver, 138
hildebrandtii Engl., 143
hirta Ridley, 124
impuctata Welw. ex Hiern, 143
inaequalis (DC.) Benth., 129
— var. *abyssinica* Engl., 130
indica (Dalzell) Oliver, 114, 119, 126, 127
indica auct. *non* (Dalzell) Oliver, 134
javanica M. Roemer, 143
javensis J. F. Gmelin, 115
kanpurensis J. F. Mol., 113, 114, 117, 119
kerrii Craib, 141
kwangsiensis C. C. Huang, 143
lansium (Lour.) Skeels, 113, 114, 118
laxiflora Quis. & Merr., 134
lenis Drake, 113, 139, 141, 142
loheri Merr., 134
longipes Craib, 132
lunulata Hayata, 115
luxurians (Kurz) Swingle, 113, 133, 139, 140
macrophylla Hook. f., 138
melioides Hiern, 143
microphylla Merr. & Chun, 143
minor C. C. Huang, 134
mollis Merr., 135
moningerae Merr., 115
nana (Roxb.) Wight & Arn.,129
odorata C. C. Huang, 130
oliveri Koord. ex Backer, 124
palawanensis Elmer, 134
papuana Lauterb., 122
pentaphylla auct. *non* DC., 117
pentaphylla DC., 143
platyphylla Merr., 137
pobeguinii Pobég., 130
poilanei J. F. Mol., 113,114, 122, 123
pubescens Wight & Arn., 129
punctata (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, 115
punctata (Sonn.) Rehder & Wilson, 120
sanki (Perr.) J. F. Mol., 114, 132
— var. **calciphila** (B. C. Stone) J. F. Mol., 133, 136
— var. **mollis** (Merr.) J. F. Mol., 133,135, 139
— var. **sanki** (Perr.) J. F. Mol., 133, 135, 139
simplicifolia Dalz., 144
suffruticosa (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, 132
— var. *paucijuga* Kurz, 132
sumatrana (Roxb.) Wight & Arn. ex Steudel, 115
tetramera Hayata, 115
timoriensis (DC.) M. Roemer, 144
todayensis Elmer, 134
vestita D. D. Tao, 130
wallichii Oliver,113
— var. **guillauminii** (T. Tanaka) J. F. Mol., 133, 137, 139
— var. *luxurians* Kurz, 140
— var. wallichii Oliver, 133, 136, 137, 139
wampi (Blanco) Oliver, 120
warburgii Perkins, 134
wightii M. Roemer, 129
willdenowii Wight & Arn., 129
— var. *dulcis* (Beddome) Beddome, 130
— var. *nana* (Roxb.) Hook. f., 129
— var. *pubescens* (Wight & Arn.) Hook. f., 129
worcesteri Merr.,144
yunnanensis C. C. Huang, 137
— var. *longgangensis* Liang & Lu, 138
COOKIA Sonn., 108

anisata Desf., 132
anisum-olens Blanco, 132
australis F. Muell., 144
chlorosperma Blume, 144
cyanocarpa Blume, 144
dulcis Beddome, 129
falcata (Lour.) DC., 144
glabrescens Miq., 144
graveolens Wight & Arn., 115
macrophylla Lindley ex Wight & Arn., 138
pentaphylla (Roxb.) M. Roemer, 117
punctata auct. *non* Sonn., 120
punctata Sonn., 120
sonneratii Montr., 144
wampi Blanco, 120

ELAPHRIUM Jacq.
graveolens Kunth, 115
inaequale DC., 129

FAGARASTRUM G. Don, 108
anisatum (Willd.) G. Don, 129
inaequale (DC.) G. Don, 129

FAGAROPSIS Mildbr.
angolensis (Engl.) Dale, 143
hildebrandtii (Engl.) Milne-Redh., 143

GALLESIOA M. Roemer, 108
graveolens (Wight & Arn.) M. Roemer, 115
pentaphylla (Roxb.) M. Roemer, 117

GLYCOSMIS Corrêa, 106
cambodiana Pierre, 124
chlorosperma (Blume) Sprengel, 144
cyanocarpa (Blume) Sprengel, 144
esquirolii (A. Léveillé) T. Tanaka, 143
harmandiana Pierre, 124

HARRISONIA R. Br. ex A. L. Juss.
abyssinica Oliver, 143

ICICA Aublet
dentata (Willd) DC., 129

ILLICIUM L.
sanki Perrottet, 132
verum Hook. f., 135

LAWSONIA L.
falcata Lour., 115

LIMONIA L.
mollis Wallich ex Oliver, 117

MERRILLIA Swingle, 106

MICROMELUM Blume, 106
falcatum (Lour.) T. Tanaka, 144
minutum (Forster) Wight & Arn., 144
pubescens Blume, 120

MURRAYA König ex L., 106
burmanii Sprengel, 115
crenulata (Turcz.) Oliver, 143, 144
euchrestifolia Hayata, 143
koenigii L., 129
kwangsiensis (C. C. Huang) C. C. Huang, 143
microphylla (Merr. & Chun) Swingle, 143

MYARIS C. Presl, 108
inaequalis (DC.) C. Presl, 129

PENTACERAS Hook. f.
australis (F. Muell.) Hook. f., 144

PIMELEA Banks et Sol. ex Gaertner, 108

PIPTOSTYLIS Dalz., 108
indica Dalz., 126

PLEIOGYNIUM Engl.
timoriense (DC.) Leenh., 144

POLYCYEMA Voigt, 108
pentaphyllum (Roxb.) Voigt, 117

PROTIUM Burm. f.
javanicum Burm. f., 143

QUINARIA Lour., 108
lansium Lour., 120

RHUS L.
obliqua Thunb., 129

SONNERATIA L. f.
punctata (Sonn.) J. F. Gmelin, 120

WALSURA Roxb.
chrysogyne (Miq.) Bakh. f. & Steenis, 143

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 155-161.

Contribution à la systématique du genre *Salvia* L. subg. *Calosphace* (Benth.) Benth. (*Lamiaceae*) : description de deux espèces nouvelles du Brésil

E. P. dos Santos

Résumé : Après un bref aperçu historique des classifications du sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth., deux espèces nouvelles de *Salvia* L. du Brésil, *S. longibracteolata* et *S. hatschbachii*, sont décrites.

Summary : After the brief classifical history of subgenus *Calosphace* (Benth.) Benth., two new species of *Salvia* L. in Brazil, *S. longibracteolata* and *S. hatschbachii*, are described.

Élide Pereira dos Santos (Boursière du CNPq-Brésil), Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Dans le cadre de mes recherches sur le genre *Salvia* L. sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. du Brésil, deux espèces non décrites jusqu'à ce jour ont été reconnues parmi les échantillons étudiés. Ce sous-genre, représenté par environ 500 espèces exclusivement de l'Amérique tropicale, renferme une soixantaine d'espèces au Brésil.

Avant de décrire ces espèces je donnerai un aperçu historique commenté des classifications du sous-genre *Calosphace*.

HISTORIQUE ET SYSTÉMATIQUE DU SOUS-GENRE *CALOSPHACE*

Bentham (1833, 1832-36, 1848, 1876) est le premier à proposer un système de classification pour le genre *Salvia* L. qu'il subdivise en quatre sous-genres. Dans le sous-genre *Calosphace* [1] il reconnaît une unique section *Calosphace* avec 6 sous-sections définies ainsi :

— *Micranthae* : corolle jusqu'à 7 mm de longueur ; calice généralement la moitié (rarement moins) de la longueur de la corolle ; bractées petites, caduques.

1. Type : *Salvia coccinea* Buc'hoz ex Etlinger, in Commentatio Botanico-Medica de *Salvia* : 23 (1777). Lectotype : Planche, cent. 2. Dec. 3, pl. 2, in Buc'hoz, M. Histoire universelle du règne végétal. Planches 1 (1772).
Murray, J. A. : Observationes in plantas aliquot minus cognitas. Commentationes Societatis regiae scientiarum Gottingensis 81-89, t. 1 (1778) a retenu, par erreur, *Salvia coccinea* Jussieu.

— *Membranaceae* : Fleurs égales à celles de la subsect. *Micranthae* ou plus longues ; bractées suborbiculées, persistantes, membranacées, veinées, subégales ou plus longues que le calice.

— *Brachyanthae* : corolle 1-1,5 (-2) cm de longueur ; bractée petite, caduque avant l'anthèse, rarement persistante après la floraison ; tube de la corolle inclus ou peu exsert, ventriculeux, souvent avec une constriction au niveau de la gorge, lèvre supérieure dressée ou courbée, lèvre inférieure plus longue que la supérieure, à lobe médian arrondi et émargé.

— *Erianthae* : feuilles souvent rugueuses ; calice densément laineux ; corolle à lèvres subégales ou la supérieure plus longue, tube exsert, dressé, ventriculeux.

— *Macrostachyae* : bractée grande, les vertes persistantes, les colorées caduques ; fleur bleue ou pourpre ; calice généralement la moitié de la longueur de la corolle.

— *Longiflorae* : corolle 2-13 cm ; couleurs variées.

Ce système présente divers défauts car selon Bentham (1848) la sous-section *Erianthae* regroupe des espèces qui peuvent appartenir aussi bien aux *Brachyanthae* qu'aux *Longiflorae*. En effet il écrit lui-même « *Species corolla formâ inter Brachyanthas et Longifloras ambigentes, et inter se magis affines, exclusis nonnullis quas olim adsociavi* ». De plus, la sous-section *Brachyanthae* renferme des espèces mal placées.

Malgré ces défauts, Briquet (1897) et Fernald (1900) ont utilisé le système de Bentham pour placer leurs espèces nouvelles.

Par contre, en 1939, Epling propose un nouveau système pour le sous-genre *Calosphace*. Les 468 espèces traitées sont subdivisées en 91 sections (ces chiffres vont augmenter lors de ses nombreux travaux ultérieurs) en tenant compte principalement de la position des étamines (incluses ou exsertes) par rapport à la corolle, la présence ou l'absence de papilles à l'intérieur de la corolle et le nombre de nervures dans la lèvre supérieure du calice.

Le système de Epling est utilisé actuellement par divers auteurs contemporains (Standley & Williams, 1973 ; Wood & Harley, 1989 ; dos Santos, 1991) qui, néanmoins, contestent sa validité ; en effet plusieurs sections sont artificielles.

De plus, on peut regretter qu'Epling n'ait pas suffisamment hiérarchisé les taxons infragénériques alors que Bentham reconnaissait des sections, sous-sections et séries.

Sur la base de mes observations, effectuées aussi bien sur le terrain qu'en herbier, je considère comme Bentham, que les caractères les plus importants sont : la taille des fleurs, les proportions entre les lèvres de la corolle, la taille et la morphologie des bractées. A ceux-ci s'ajoutent : la taille de la lèvre inférieure de la corolle par rapport au tube et la position des étamines (incluses ou exsertes) par rapport à la corolle. En conséquence, je peux distinguer dans le sous-genre *Calosphace* trois groupes qui correspondent en partie aux sous-sections de Bentham.

Groupe 1

Corolle à tube long (plus de 1 cm), à lèvre inférieure plus courte que le tube, lèvre inférieure plus courte que la lèvre supérieure (rarement de taille égale) ; étamines incluses ou

exsertes dans la lèvre supérieure de la corolle ; bractées persistantes ou caduques, généralement lancéolées, ovées, oblongues mais jamais réniformes ou suborbiculaires, amplexicaules.

Groupe 2

Corolle à tube court jusqu'à 1 cm (rarement plus), à lèvre inférieure de taille égale ou jusqu'à 3 fois celle du tube, plus longue que la supérieure (rarement de taille égale), les lobes latéraux ovés, le médian beaucoup plus grand, arrondi, émargé ; étamines incluses dans la lèvre supérieure de la corolle ; bractées persistantes ou caduques, généralement lancéolées, ovées, oblongues mais jamais réniformes ou suborbiculaires, amplexicaules.

Groupe 3

Corolle à tube jusqu'à 2 cm, à lèvre inférieure de taille égale ou jusqu'à 3 fois celle du tube, à lèvre inférieure plus longue que la supérieure, à étamines incluses dans la lèvre supérieure de la corolle ; bractées réniformes ou suborbiculaires, amplexicaules, persistantes.

Les deux espèces nouvelles décrites ici appartiennent au groupe 1.

DESCRIPTION DES ESPÈCES NOUVELLES

Salvia longibracteolata dos Santos, *sp. nov.* — Fig. 1.

(Sectio Secunda) Frutex 2-2,5 m altus, ramis glabris. Folia petiolo 3-7,5 cm longo, lamina 8-19,5 × 4-7,5 cm glabra ovata, basi angustata, margine serrata, apice acuminato. Inflorescentia terminalis 11-28 cm longa ; 12-17-verticillastris 8-12-florum 1-1,5 cm distantibus supremis approximatis. Bracteae longissimae 2-4,5 × 1,5-2,3 cm subulatae, reflexae persistentis. Calyx tubuloso-campanulatus glanduloso-pubescens labiis aequalibus, supero integro mucronato, infero bifido. Corolla rubra pubescens, tubo 11 mm longo, labiis parvis subaequalibus 3 mm longis. Stamina (2) inclusa supra tubi medium positis, filamento 2 mm longo, pollinatoria 2 mm longa, loculo 1,5 mm longo oblongo (vectiariae staminum longitudinaliter connati). Stylus glaber ; stigma bifidum. Nuculae 2,5-3 mm longae.

A S. melissiflora Bentham *foliis pubescentibus (non glabris) differt ; a* S. secunda Bentham *labio superiore calycis acuto (non mucronato) differt ; a* S. confertiflora Pohl *laminis subtus tomentellis (non glabris) calycibus rubro-lanatis (non glanduloso-pubescentibus) differt ; a iis tres species bracteis brevioris ad 1,3 cm longum ovatis vel lanceolatis acuminatis (non subulatis acutis) differt.*

TYPE : *E. Santos 2049, B. Flaster 1086, C. Pereira* [sic], Brésil : Rio de Janeiro, Estrada para Santo Antonio do Imbé, próximo de Santa Maria Madalena, 27.IX.1964 (holo-, R! ; iso-R!). Seul matériel connu.

Sous-arbrisseau 2-2,5 m, rameaux glabres. Feuilles : pétioles 3-7,5 cm de longueur, limbe (8-19,5 × 4-7,5 cm) glabre, ové, acuminé, base atténuée, marge serretée. Inflorescence terminale (11-28 cm), grappe composée de 12-17 verticillastres à 8-12 fleurs, distants de 1-1,5 cm à la base de l'inflorescence, serrés au sommet ; axes pubescents à poils tecteurs simples

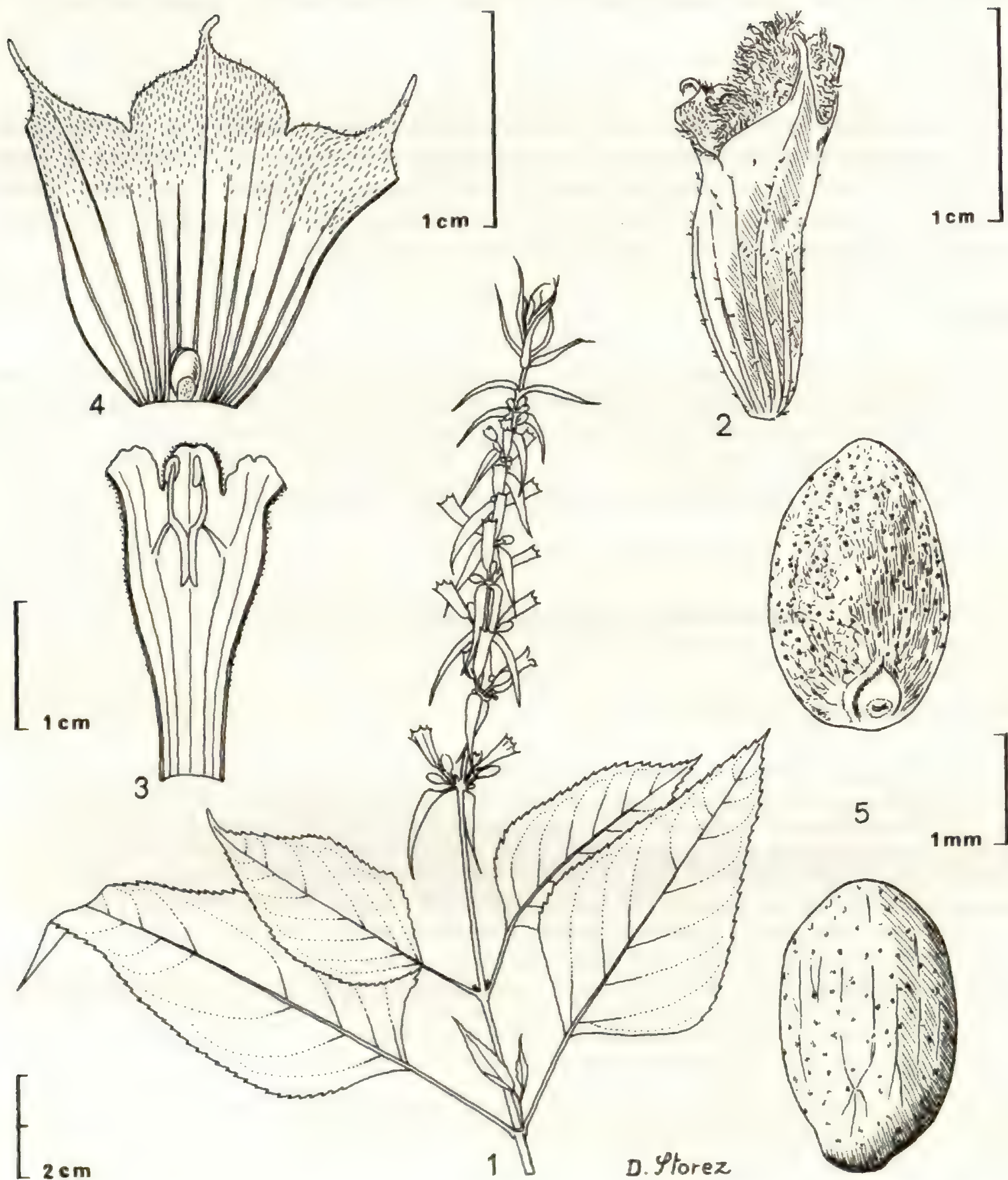


Fig. 1. — **Salvia longibracteolata** dos Santos, *E. Santos 2049* : **1**, rameau florifère ; **2**, bouton floral ; **3**, corolle en coupe longitudinale ; **4**, calice ouvert montrant l'ovaire ; **5**, nucule, vues dorsale et ventrale.

de 0,15-0,2 mm de longueur. Bractées très longues, persistantes, sessiles, subulées à 2-4,5 × 1,5-2,3 cm, légèrement arquées, réfléchies, aiguës, à marge souvent pubescente à la base. Fleur à pédoncule de 3-3,5 mm. Calice bilabié, tubuleux-campanulé, pubescent-glanduleux (poils tecteurs simples 0,15-0,2 mm à base élargie, glandes sessiles) ; tube long de 6,5-7,5 mm, lèvre supérieure (2 mm) mucronée, 3-5-nervée, lèvre inférieure 2 mm, bifide, à pointes longues de 1,5 mm. Corolle bilabiée, rouge, tubuleuse-campanulée, pileuse ; tube 11 mm, exsert, lèvres ± égales à 3 mm de longueur, la supérieure entière, dressée, l'inférieure trilobée à lobe médian plus grand que les deux latéraux. Etamines (2) incluses dans la lèvre supérieure de la corolle, soudées à la corolle par le filet, lui-même inséré à la base des deux lobes latéraux à la limite du tube et de la lèvre inférieure ; pollinateur long de 2 mm, loge d'anthère (1,5 mm) oblongue, cuillers claviformes, aplaties, soudées longitudinalement. Style long de 13,5 mm, glabre ; stigmate bifide, inclus, branche antérieure 0,5 mm, la postérieure 1,5 mm. Nucule longue de 2,5-3 mm, oblongue, rugueuse.

Salvia longibracteolata, avec son inflorescence longue et multiflore et sa corolle à lèvres très courtes et presque égales, doit être inclus dans la section *Secundae* Epling. Il se différencie des autres espèces de cette section principalement par ses longues bractées subulées, arquées, réfléchies et persistantes.

Salvia hatschbachii dos Santos, *sp. nov.* — Fig. 2.

(Sectio Nobiles) Frutex 2 m altus. Rami juvenili pilis fasciculatis caducis sparsim ornatis. Folia petiolo 1-2 cm longo, lamina 9-13 × 2,7-4,6 cm glabra, pagina inferiore rubra, ovata vel ovato-lanceolata, basi rotundata vel subcordata, margine serrata, apice acuminato. Inflorescentia terminalis 5,5-8 cm longa, 4-7-verticillastris bifloris. Bracteis 5-10 mm longis, ovatis, acuminatis, glabris, deciduis. Calyx tubuloso-campanulatus ruber glanduloso-pubescens, tubo exserto 8-8,5 mm longo, labiis subaequalibus, supero 4,5-5 mm longo 7-nervis acuminato, infero 4-4,5 mm longo bifido. Corolla calyce plus duplo longior villosa, tubo 4,3-4,5 cm longo superne ampliato, labiis subaequalibus, supero recto integro 17-19 mm longo, infero 14-17 mm longo lobis reflexis. Stamina (2) inclusa supra tubi medium positis, filamento 5-5,5 mm longo, pollinatoria 11-13 mm longa, loculo 1,5 mm longo oblongo (vectiariae longitudinaliter connati). Stylus glaber ; stigma bifidum exsertum. Nuculae 4,5-5 mm longae.

A S. sellowiana Bentham *bracteis longioris ad 15-40 mm longum oblongo-lanceolatis (non ovatis) differt ; a* S. iuliana Epling *Venezuelae inflorescentiae axillaribus (non terminalibus), laminis brevioris 4,5-7 × 1,5-2,5 cm differt ; a* S. benthamiana Gardner *folis brevioris petiolo 2-6 mm longo lamina 2-7 × 1,5-4 cm differt ; a* S. rivularis Gardner *foliis pubescentibus (non glabris) basi attenuata (non rotundata vel subcordata) differt.*

TYPE : *Hatschbach 49405*, Brésil : Espirito Santo, Município de Conceição do Castelo, Ribeirão do Meio. Mata, base de paredões rochosos, 14.VI.1985 (holo-, MBM).

PARATYPE : *Hatschbach 49985*, Brésil : Espirito Santo, Município de Conceição do Castelo, Venda Nova, Bacia. Matinha a beira de córrego, 20.X.1985, MBM.

Sous-arbrisseau ± 2 m, peu ramifié ; jeunes rameaux pubescents à poils tecteurs courts (0,15-0,2 mm), fasciculés, épars, caduques. Feuilles à pétiole long de 1-2 cm ; limbe (9-13,5 × 2,7-4,6 cm) ové ou ové-lancéolé, acuminé, base arrondie à subcordée, face inférieure rougeâtre, glabre. Inflorescence terminale 5,5-8 cm de longueur, grappe composée de 4-7 verticillastres à 2 fleurs ; axes pubescents à poils tecteurs courts (0,15-0,2 mm), épars, fasciculés. Bractées à

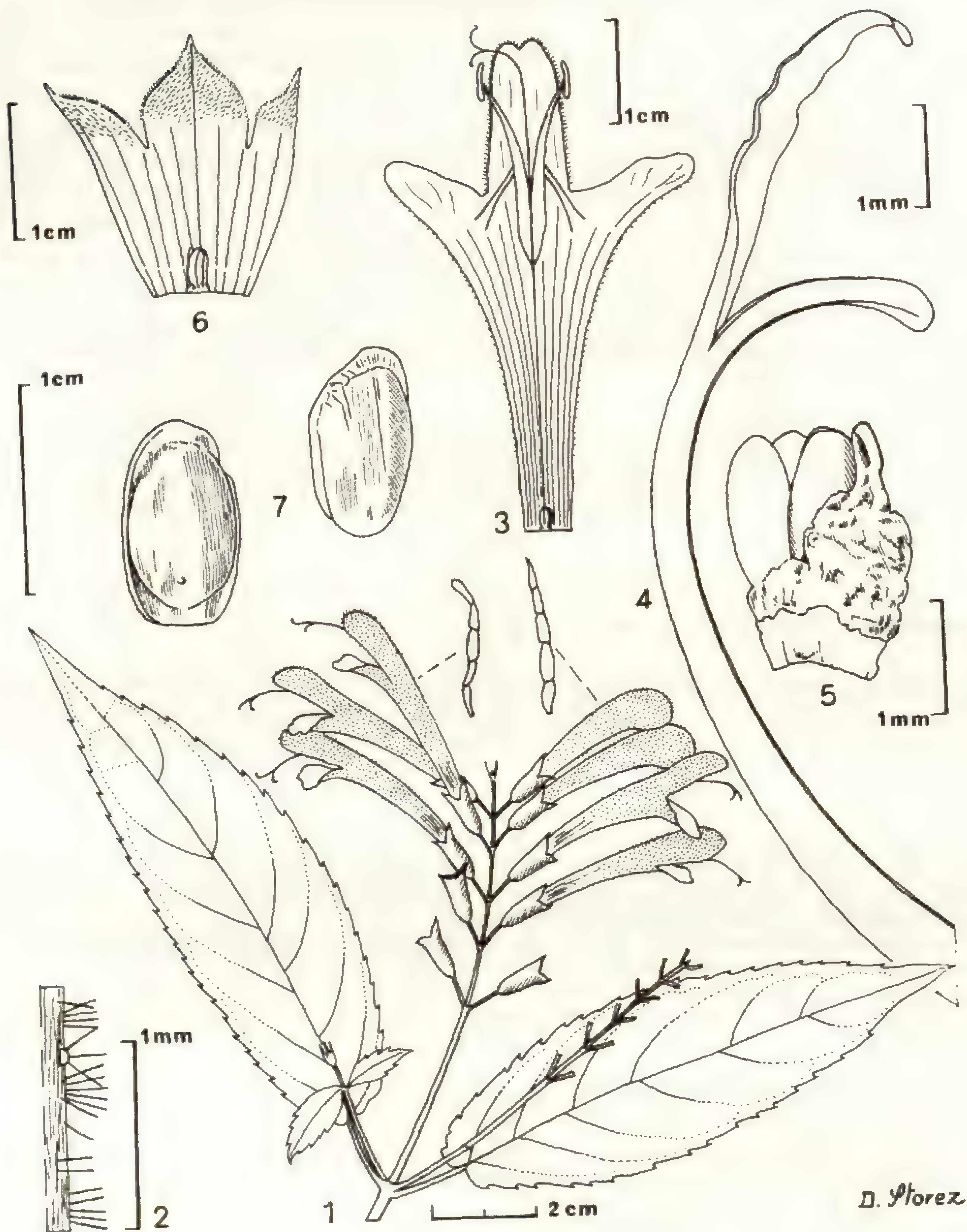


Fig. 2. — **Salvia hatschbachii** dos Santos, *Hatschbach 49405* : **1**, rameau florifère ; **2**, détail de la pilosité d'un jeune rameau ; **3**, corolle en coupe longitudinale ; **4**, détail du stigmate ; **5**, détail du nectaire et des lobes d'ovaire ; **6**, calice ouvert montrant l'ovaire ; **7**, nucule, vues dorsale et ventrale.

5-10 mm de long, ovées, acuminées, glabres, précocement caduques. Calice bilabié, tubuleux-campanulé, rougeâtre, pubescent-glanduleux (poils tecteurs simples au bord des lèvres et glandes sessiles) ; tube long de 8-8,5 mm, lèvres inégales, la supérieure longue de 4,5-5 mm, acuminée, 5-nervée, l'inférieure longue de 4-4,5 mm, bifide, à pointes longues de 1 mm. Corolle bilabiée, rouge, villeuse à poils tecteurs rougeâtres, tubuleuse-campanulée ; tube long de 4,3-4,5 cm, exsert, lèvre supérieure entière longue de 17-19 mm ; l'inférieure trilobée, longue de 14-17 mm. Etamines (2) incluses dans la lèvre supérieure de la corolle, soudée à la corolle par le filet (5-5,5 mm) qui est inséré à la base des deux lobes latéraux à la limite du tube et de la lèvre inférieure de la corolle ; pollinateur long de 11-13 mm ; loge d'anthère (4-4,5 mm) oblongue ; vectiaire 7,5-9 mm ; apophyse (0,5 mm) en forme de dent au-dessous de l'articulation ; cuillers claviformes, aplaties, soudées longitudinalement. Style long de 5-6,5 cm, glabre ; stigmate bifide, exsert, branche antérieure 2 mm, la postérieure 2,5 mm. Disque à nectaire légèrement plus long que l'ovaire 4-lobé dans l'anthèse. Nucule (4,5-5 mm) oblongue, lisse.

Cette espèce, avec ses grandes fleurs à corolle rouge, la lèvre supérieure légèrement plus grande que l'inférieure, le calice à lèvre supérieure 5-nervée, acuminée, légèrement plus grande que l'inférieure, doit être placée dans la section *Nobiles* Epling, selon la conception de DOS SANTOS (1991) excluant les espèces mexicaines.

Cette espèce est dédiée à Gert HATSCHBACH, botaniste brésilien.

REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier le Dr. C. SASTRE qui m'a enseigné la base de la grammaire latine et la méthodologie pour rédiger les diagnoses et le Dr. R. M. HARLEY pour la lecture critique du manuscrit et ses conseils.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BENTHAM, G., 1833. — Account of Indian Labiatae. *Bot. Miscel.* 3 : 370-375.

BENTHAM, G., 1832-36. — *Labiatarum Genera et Species*, i-lxviii + 1-783, 1 tab. 1. London.

BENTHAM, G., 1848. — *Labiatae, in* DE CANDOLLE, *Prodromus* 12 : 27-603, Parisiis.

BENTHAM, G., 1876. — *Labiatae, in* BENTHAM, G. & HOOKER, J.D., *Genera Plantarum* 2 : 1160-1196, Londini.

BRIQUET, J., 1897. — *Labiatae, in* ENGLER, A. & PRANTL, K., *Pflanzenfamilien* 4 (3a) : 183-375, Leipzig.

EPLING, C., 1939. — A revision of *Salvia* subgenus *Calosphace*. *Repert. Spec. Nov.*, Beihelfe 110 : 1-383, 79 maps, 98 tab.

FERNALD, M. L., 1900. — A synopsis of the Mexican and Central American species of *Salvia*. *Proceed. Amer. Acad. Sci* 35 (25) : 489-556.

SANTOS, E. Pereira dos, 1991. — Genre *Salvia* L. sous-genre *Calosphace* (Benth.) Benth. section *Nobiles* (Benth.) Epl. (*Labiatae*). *Bradea* 5 (48) : 436-454.

STANDLEY, P. C. & WILLIAMS, L. O., 1973. — *Labiatae, in* Flora of Guatemala. *Fieldiana* 24 (4) : 237-317.

WOOD, J. R. I. & HARLEY, R. M., 1989. — The genus *Salvia* (*Labiatae*) in Colombia. *Kew Bull.* 44 (2) : 211-278

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **16**, 1994,
section B, *Adansonia*, n° 1 : 163-191.

Morphology, architecture and taxonomy in the *Hebe* complex (*Scrophulariaceae*)

M. J. HEADS

Summary : Notes on morphology and classification in the *Hebe* complex are given, together with a new interpretation of the " whipcord " shrub habit of several sections of *Leonohebe*. It is suggested that shoot systems in these plants represent largely sterilised inflorescences, and that the foliage comprises sterile inflorescence bracts. This architecture is compared with that of ericoid and divaricating shrubs.

Résumé : La morphologie et la classification du complexe générique *Hebe* sont présentées, avec une interprétation nouvelle de l'architecture des arbustes à rameaux flagelliformes de plusieurs sections de *Leonohebe*. L'auteur suggère que les rameaux de ces plantes correspondent essentiellement à des inflorescences devenues stériles, et que leurs feuilles représentent des bractées stériles. Une telle architecture est comparée à celle des arbustes éricoïdes et divariqués.

Michael J. Heads, Department of Botany, University of Otago, Dunedin, New Zealand. Present address : Department of Biological Sciences, University of Zimbabwe, Harare, Zimbabwe.

The tribe *Digitaleae* of *Scrophulariaceae* is one of the most diverse groups of flowering plants in New Zealand, where its members are important components of many shrublands. Problems in understanding the evolution and classification of the tribe in New Zealand have remained at subgeneric, generic and tribal levels ever since BENTHAM (1846) treated the entire group (apart from *Ourisia*) as a single section, *Hebe*, of the genus *Veronica*. Five genera are accepted here for the group in New Zealand, *Chionohebe, Leonohebe, Hebe, Parahebe* and *Ourisia* (Table 1). This paper examines morphology, especially plant architecture, and taxonomy in the group. Details on nomenclature and biogeography are given in HEADS (1987, 1992, 1993).

TAXONOMIC HISTORY

SUBFAMILIES : THIERET (1967) has argued that the higher level taxonomy of *Scrophulariaceae* " is in a sorry state indeed " and that satisfactory subfamilies or even tribes are lacking. The subfamilies proposed by WETTSTEIN (1891) and still in general use to-day are characterised by modes of corolla aestivation : *Antirrhinoideae* have the adaxial (" posterior ") corolla lobes outermost in bud, while *Rhinanthoideae* have the abaxial (" anterior ") or lateral lobes outermost. But at least in certain cases this is a feature of little importance (DIELS, 1897 ;

ARMSTRONG & DOUGLAS, 1989). For example, *Lindenbergia* is generally accepted as *Antirrhinoideae*, but has the anterior corolla lobes external in the bud (HARTL, 1957), in the wrong position for that subfamily. Aestivation characters in *Ourisia*, *Leonohebe* and *Chionohebe* discussed in this paper also threaten WETTSTEIN's subfamilial divisions, or at least show interesting incongruence with them.

TRIBES : Tribal groupings in *Scrophulariaceae* also remain unresolved. For example, HONG (1984) used loculicidal (or loculicidal and septicidal) dehiscence as a synapomorphy for a tribe *Veroniceae*, even though he included here *Hebe* sensu lato and *Parahebe* which have mainly septicidal dehiscence. This seems unsatisfactory and the larger group Tribe *Digitaleae sensu* BAILLON (1888) and WETTSTEIN (1891) is used here rather than the smaller group *Veroniceae* in the sense of PENNELL (1921), HONG (1984) and others.

Within *Digitaleae*, *Hebe* s.l., *Chionohebe* and *Parahebe* were accepted by HONG (1984) as forming a monophyletic group, with *Detzneria* and then *Veronica* as sister groups. *Hebe, Parahebe, Chionohebe, Leonohebe, Detzneria* do seem to be closely related, and make up a " *Hebe* complex ", a term used here in a loose sense and for convenience only. The status and boundaries of the group remain as unclear as its position within *Scrophulariaceae*.

I. **Hebe** Commerson (1789).

Commerson (*in* DE JUSSIEU, 1789) described a new genus, *Hebe*, for a shrub of southern South America. The species and 26 others from New Zealand and Australia were treated as *Veronica* section *Hebe* by BENTHAM (1846) and WETTSTEIN (1891). PENNELL (1921) reinstated *Hebe* as a genus for the American plants, but like most authors did not realise the diversity of the group in New Zealand. For example, PENNELL described the flowers as " all in axillary racemes ", which is not true for many forms treated here in *Leonohebe*. COCKAYNE & ALLAN (1927) confused the situation by uncritically transferring many New Zealand species from *Veronica* to *Hebe*. Most authors currently follow ALLAN (1961) who used three genera, *Hebe* and two later segregates, *Chionohebe* and *Parahebe*, for this complex, but there has been continuing controversy over the delimitation of these genera. Characteristic of all accounts from those of BENTHAM and PENNELL through to current treatments, is a large, highly heterogeneous group *Hebe*. Possible problems were first hinted at by MOORE (1961) who referred to some plants usually placed in *Hebe* s.l. as " difficult to accomodate there ". Later, MOORE (pers. comm., Jan. 1987) still felt that generic groupings in the complex required revision.

PHILLIPSON (1980) studied taxonomy and leaf surface anatomy in the *Hebe* complex and concluded that the generic concepts in the group are " in a confused state " and " must be abandoned ". He found that the group treated here as *Hebe* is " very homogeneous ", but still preferred a larger genus than this group. He also found that " in some ways [*Hebe* " group *Paniculatae* " of MOORE 1961 and *H. macrantha*] are more like species of *Parahebe* in the surface of their leaves ". PHILLIPSON suggested that *H. macrantha* (and *H. formosa*) should be removed from *Hebe* and placed in *Parahebe*, with which I agree. With respect to " group *Paniculatae* " he noted that the habit, and leaf and shoot morphology are " more similar to *Parahebe* than to most other species of *Hebe* ", but suggested a new genus for the group, which is not accepted here.

TABLE I : Character combinations in the **Hebe** complex.

	BRACTS	LEAF PAIRS	CHROMOSOME NUMBER (x)
Chionohebe	One pair : opposite, connate.	connate, chiasmatic pairs.	21
Leonohebe sect. :			
Densifoliae	all opposite and connate	connate	21
Leonohebe	"	connate	21
Connatae	"	connate	21
Apiti	"	connate	20
Flagriformes	"	connate	20
Aromaticae	"	± connate	21
Salicornioides	"	connate (no visible node)	21
Buxifoliatae	"	usually connate	21
Hebe	Basal adaxial pair sometimes present, but pairing subsequently dirempted.	Leaves not connate, margins coherent until late.	20
Parahebe	not opposite	connate or not.	20 or 21

Although BENTHAM's (1846) delimitation of *Hebe*. s.l. has remained largely unquestioned until now, a survey of biogeography and morphology in the group indicates that there are no characters on which *Hebe* s.l. can be maintained, either as a subgeneric group (BENTHAM, 1846, 1869 ; HOOKER, 1864 ; WETTSTEIN, 1891 ; CHEESEMAN, 1906) or a genus (PENNELL, 1921 ; COCKAYNE & ALLAN, 1927 ; ALLAN, 1961).

While *Hebe* s.l. must be abandoned, it can simply be replaced by two strongly characterised groups : *Hebe* in an emended, narrow sense, and *Leonohebe* (HEADS, 1987). These differ in their vegetative architecture, bud morphology, inflorescence structure, chromosome number (Fig. 1) and largely vicariant distribution patterns. Neither of the groups has been accepted at any rank in previous treatments. However, *Hebe* as here conceived has been referred to, more or less implicitly. HOOKER (1864) discussed 19 species of New Zealand *Veronica* among which he felt " it is most difficult to draw any contrasting specific characters, they appear to present a graduated scale of forms ". This group (apart from *V. buxifolia*) comprises the genus *Hebe* in the narrow sense of this paper. MOORE (1961) referred to the same alliance as " the more typical species of *Hebe* ", in which " the two leaves of an opposite pair do not diverge from one another until they are almost full-grown ". Later MOORE (1967) depicted the group as monophyletic in a branching phylogenetic diagram.

II. **Leonohebe** Heads (1987 : 4).

Members of this genus were formerly included in *Hebe* or *Chionohebe*. *Leonohebe* is more heterogeneous than *Hebe* or *Chionohebe* (Table 1), but the opposite and connate inflorescence bracts in all but one species make determinations straightforward. *Leonohebe* includes several striking monotypic or oligotypic sections, and while morphologically more diverse than *Hebe* it has fewer species. *Leonohebe* is related to *Hebe* through species such as *L. odora* and *H. pimeleoides*, and also to forms of both *Parahebe* and *Chionohebe*. *Leonohebe petriei*, with an unusual combination of characters, remains difficult to place. The three divisions of MOORE's (1961) " group Flagriformes " accepted by PHILLIPSON (1980) are also supported here.

III. **Chionohebe** Briggs & Ehrendorfer (1976).

Three species of cushion plants with distinctive phyllotaxis were separated by HOOKER (1864) from *Veronica* s.l. as *Pygmea*, later renamed *Chionohebe* by BRIGGS & EHRENDORFER (1976) to avoid confusion with *Pygmaea*, a lichen. The genus as accepted here is a very distinct group of five closely allied species.

IV. **Parahebe** Oliver (1944).

The group of New Zealand plants later to be named *Parahebe* was allied with *Veronica* s.s. by CHEESEMAN (1925). This seems perceptive, although subsequently differences between the two have been stressed. *Parahebe* was allied by FRANKEL & HAIR (1937) with *Hebe* s.l. rather than with *Veronica* on the basis of chromosome number. This still seems to be the most reliable difference between the *Hebe* group, with x = 20 or 21, and *Veronica* with x = 7, 8 or 9 (DARLINGTON & WYLIE, 1955 ; BRIGGS & EHRENDORFER, 1968). In addition, ALLAN (1940) noted that *Parahebe* and *Hebe* s.l. share mainly septicidal capsule dehiscence, while *Veronica* fruits are loculicidal. Nevertheless, *P. cheesemanii*, for example, is " almost entirely loculicidal " (GARNOCK-JONES, 1975). GRAYER-BARKMEIJER (1978 ; unpublished data cited *in* HONG, 1984) pointed out differences between *Parahebe* and *Veronica* in the glycosides and flavonoids present. Finally, HONG (1984) separated the *Hebe* group from *Veronica* on the basis of the pulvinate leaf-base of the former group, although this structure is more varied than he implied.

Parahebe has in turn been distinguished from *Hebe* s.l. through the plane of capsule compression. OLIVER (1944), when naming the new genus, cited difference from *Veronica* in chromosome number and difference from *Hebe* in the laterally compressed capsule. ALLAN (1961 : 842) noted that the capsule of *Parahebe* is " laterally compressed or turgid and always more or less didymous ", while the capsule of *Hebe* s.l. is described as " more or less dorsally compressed, occasionally [notably in *Leonohebe* sect. *Leonohebe*] strongly laterally compressed with narrow septum but then never didymous ". However, *Leonohebe pauciflora* has the capsule laterally compressed and didymous (illustrated by EAGLE, 1982), and *L. cupressoides* has a more or less didymous capsule (ALLAN, 1961). *Chionohebe* also has a laterally compressed, didymous capsule. Even in *Hebe* s.s., *H. pinguifolia* has a more or less didymous

capsule (MOORE, 1961), and the capsule of *H. pareora* is " strongly didymous " (GARNOCK-JONES & MOLLOY, 1982). As ASHWIN (1961) warned, although OLIVER's (1944) arrangement " has been accepted by most recent authors... the shape and dehiscence of the capsule do not in themselves distinguish *Parahebe* absolutely from the wide range of species at present included in *Hebe*, and there is more diversity in other characters than OLIVER's brief description suggests... ". In the classification adopted here, less weight is given to characters of the fruit, and more to variation in the inflorescence.

New Guinea plants formerly treated in *Veronica* and *Hebe* were placed in *Parahebe* by VAN ROYEN & EHRENDORFER (1970). VAN ROYEN (1972) discussed this treatment and wrote that : " The two grooves along the lines of the septum give all capsules a distinct didynamous appearance. This detail is nowhere found in *Hebe*, and this clearly separates *Parahebe* from *Hebe... Parahebe* and *Hebe* differ mainly by the didynamous and laterally compressed capsule of *Parahebe* against the non-grooved and dorsally compressed capsule of *Hebe*. In the leaves also the incised margins in *Parahebe* differ from the entire margins of *Hebe* ". As indicated above, the situation with respect to capsule shape is more complex than VAN ROYEN realised. In *Leonohebe cheesemanii*, *L. tumida* and *L. epacridea* the ovary has a groove along the line of the septum and in the first two species is somewhat didymous. Septal grooves are also present in *Hebe* s.s. (for example in *Hebe pinguifolia* and *H. pareora*). Incised leaf margins are not restricted to *Parahebe* but also occur in many forms of *Leonohebe*, in *Hebe diosmifolia* and others. However, VAN ROYEN & EHRENDORFER's placement of the New Guinea plants in *Parahebe* does seem correct, if for other reasons.

In certain Papua New Guinea *Parahebe* species the floral disc has a very distinct ciliate margin absent in *Chionohebe*, *Leonohebe* and *Hebe* s.s. and the New Zealand members of *Parahebe sensu* OLIVER (revised by GARNOCK-JONES, 1975). VAN ROYEN (1983) describes the ciliate margin of the floral disc in *P. giulianettii*. In *P. lendenfeldii* the disc is described as " glabrous ", but illustrated as ciliate. Also with ciliate discs are *P. rubra* and *P. diosmoides*. The lax, paniculate inflorescences of *P. lendenfeldii* and *P. giulianettii* also resemble those of the New Zealand *Hebe* " group *Paniculatae* ". These Papua New Guinea species are probably related (VAN ROYEN, 1972), and are all found in the east of the country, disjunct between Huon Peninsula and the sector : Mt Albert Edward-Mt Kenive. This group shows direct affinities with the New Zealand *Hebe* " group *Paniculatae* ", the only related group sharing a ciliate disc (pers. obs.) and also sharing similar habit and inflorescence. These New Zealand and New Guinea ciliate-disc plants probably belong with other members of *Parahebe*.

If *Parahebe* is thus taken to include the usual species (ALLAN, 1961), plus the several New Guinea species, plus *Hebe* " *Paniculatae* " and finally *Hebe macrantha*, it forms a group characterised by lax inflorescences, with spiral bracts like *Hebe* s.s., but with variable chromosome number.

Some ten Australian species also appear to belong here. One of these, *P. lithophila*, is closely allied to New Zealand species of *Parahebe* (group A, below), and is retained in *Parahebe* by BRIGGS & EHRENDORFER (1992). According to BRIGGS & EHRENDORFER (1992) eight other Australian species comprise a group characterised by hairs in the corolla throat. They treat this group as a genus, *Derwentia*. The group may be monophyletic, but the character occurs elsewhere in *Hebe* s.s. (Chatham Is. and Rapa I. species) and a broader concept of *Parahebe* seems to me more useful. *Derwentia* is accepted here, informally, as a subgeneric group. BRIGGS & EHRENDORFER suggest that *P. formosa* of Tasmania and the New Guinean species may form

two more new genera, but because of their inflorescence these are also treated here within a broad *Parahebe*, which is more or less equivalent to BRIGGS & EHRENDORFER's " *Parahebe* clade ".

In her treatment of New Zealand *Parahebe*, ASHWIN (1961) proposed a " group A ", including *P. catarractae*, the type species, and three others, in which the lateral corolla lobes are folded around the stamens (cf. EAGLE, 1975, 1982 ; GARNOCK-JONES, 1975, 1976*b*). This character is not found in other South Pacific *Digitaleae*, but the folding of corolla lobes around internal organs in these genera is more widespread than has been reported. For example, the anterior corolla lobe is folded around the style in *Leonohebe* sects. *Buxifoliatae* (HEADS, 1992) and *Flagriformes* (see *L. hectorii* below) and in *Hebe brachysiphon, H. albicans*, and *H. barkeri* (DELPH, 1988). Such folding seems of little use in delimiting genera, but may be of use subgenerically, as with ASHWIN's *Parahebe* " Group A ".

The New Zealand *Parahebe birleyi, P. trifida* and their allies with very reduced inflorescences may prove to be better placed in *Leonohebe*.

V. **Ourisia** Commerson ex Juss. (1789).

Ourisia comprises some fourteen species of North, South and Stewart Is. of New Zealand, a single species of Tasmania, and twelve species of South America ranging north along the Andes to southern Ecuador (ARROYO, 1984). Its relationships are obscure, and at least several species have the " wrong " aestivation characters for the subfamily it is usually placed in (see below). *Ourisia* also displays a disconcerting recombination of characters at tribal level, having the united stigmas of the *Veroniceae emend.* THIERET but the divaricate anther cells of *Digitaleae emend.* THIERET (THIERET, 1967). Further study is required to elucidate the affinities of *Ourisia* which appear to be diffuse and complex. HALLIER (1903) even advocated transferring certain species of the genus to the *Gesneriaceae*.

MORPHOLOGY OF NEW ZEALAND DIGITALEAE

1. HABIT AND ARCHITECTURE.

The erect shrub form, with all shoots orthotropic, is widespread in the group, and a few species form trees with distinct, erect trunks. Axis plagiotropy, identified by HALLÉ et al. (1978) as a key feature of tree architecture, is also present in the group. Many members develop prostrate shoot axes which may be woody or herbaceous, and these plants form mats, cushions, shrubs, or trees with prostrate trunks. *Hebe parviflora* var. *arborea, H. decumbens, H. buchananii, H. dieffenbachii, H. chathamica* and *H. insularis* all may have a prostrate trunk, equivalent to the " truncus superficialis " of some African *Dendrosenecio (Compositae)* (MABBERLEY, 1986). Similarly, the semi-lianoid *Hebe* group " *Paniculatae* " (MOORE, 1961) has sigmoid shoot axes which are prostrate basally, then erect, and distally plagiotropic. In members of *Hebe* sect. *Subdistichae*, especially *H. vernicosa*, all shoots tend to be more or less

plagiotropic but are not rooting. Plants of most *Leonohebe* species have at least some prostrate, rooting stem axes. *Leonohebe odora* has flowering shoots plagiotropically flexed distally. *Leonohebe* sect. *Flagriformes* has non-flowering plagiotropic long shoots, and flowering orthotropic short shoots. Finally, plagiotropy is most fully developed in the anisophyllous, dorsi-ventral shoots of *Ourisia glandulosa* and *O. caespitosa*.

COCKAYNE (1912) noted that in New Zealand the plagiotropic (prostrate) habit is especially common in plants of both coastal areas and subalpine moor and steppe. He also showed that the plagiotropic shoots of *H. chathamica* are irreversibly so. Shoots planted vertically in a pot quickly assumed the horizontal direction.

Apical meristems of orthotropic shoots are more or less circular in transverse section, with equal growth in the different sectors. If growth in a sector of the circle is reduced or even suppressed totally, the shoot will grow in a curve. Thus plagiotropy can be interpreted as the result of elimination of longitudinal growth sectors during evolution of the modern shoot. This process evidently involved suppression of parts and reduction in symmetry mode, from higher phyllotactic modes eventually down to 2-fold or bilateral (plagiotropic) symmetry (CROIZAT, 1961).

Within the *Hebe* complex, plagiotropic shoots of prostrate forms generally develop adventitious roots. Suppression of these roots is more or less complete in the many species of *Hebe* where all shoots are orthotropic, but even here suppression may be lifted by the application of biosynthetic inhibitors of gibberellins. HORRELL (1987 : Plate 4, *4*) has illustrated treated plants of *Hebe* aff. *salicifolia* with dense clumps of aerial roots up to 3 cm long emerging near the shoot apices, recalling the prolifically rooting stems of cushion plants in *Chionohebe*.

The more or less woody, hard, cushion sub-shrub is a very distinctive growth form, and occurs in several species of *Chionohebe*. ASHWIN (1961) noted that the cushion-forming species of *Chionohebe*, with their small, salverform flowers and hairy leaves, are easily confused in the field with the similar cushions of certain *Myosotis* species (*Boraginaceae*). In particular, *C. myosotoides* resembles *M. pulvinaris*, and *C. pulvinaris* resembles *M. uniflora*. These ecological and morphological parallels correlate with the phylogenetic affinities between Scrophulariales (*Scrophulariaceae*, *Gesneriaceae*, etc.) and Polemoniales (*Solanaceae*, *Boraginaceae*, *Hydrophyllaceae*, *Polemoniaceae*, etc.), shown, for example, by the hairs of *Scrophulariaceae* which often have a basal cystolith as in *Boraginaceae* (CRONQUIST, 1981). The architecture of the small, very tight cushion species of *Chionohebe* is basically similar to that of larger, looser, cushion-like shrubs such as *Leonohebe propinqua* and the *Hebe traversii* complex.

2. PHYLLOTAXIS.

Phyllotaxis in the *Hebe* complex is generally decussate, with a trend towards distichy sometimes seen in plagiotropic shoots (e.g. *Hebe* sect. *Subdistichae*). However, HOOKER (1864) noted that in *Pygmea* (now *Chionohebe*, unlike *Veronica* s.l., " The leaves appear to be imbricated all round the stem, and not opposite ". ASHWIN (1961) described the leaves as " irregularly imbricated ". The nature of this " irregularity " has never been analysed but is very distinctive (Fig. 1, *a* ; photograph *in* RATKOWSKY & RATKOWSKY, 1974) and is the same in all five species accepted here for *Chionohebe*. In fact, the leaves are on orthotropic axes in

connate but " twisted " pairs, so that the decussate leaf arrangement so obvious in *Hebe* and *Leonohebe* is not evident. The phyllotactic pattern seen in *Chionohebe* has been described by CROIZAT in an analysis of phyllotaxis in *Helianthus*, in which " decussation tends to be distorted away from parameters at 90° into a disposition reminiscent of the letter X. A disposition of the kind — which I will henceforth designate as chiasma — is the rule in a very large number of plants though often cryptic and so easily overlooked " (CROIZAT, 1961 : 707). LOISEAU (1969) also viewed " bijugation " as " less rare than misunderstood ", and noted its presence in ferns and gymnosperms as well as in angiosperms. CROIZAT (1961) discussed and illustrated " chiasmata " in *Opuntia* (Fig. 87, *c*), *Bauhinia* (Fig. 93, *c*), *Lotus* (Fig. 94, *a4*), *Epilobium* (Fig. 100, *b3*), *Zea* (p. 827), *Succisa* (Fig. 102, *b*), *Mesembryanthemum* (p. 852), *Pinus* (Fig. 119, *b*), *Ceratopteris* (Fig. 147, *a2*), *Gnetum* (Fig. 170) and *Crassula* (CROIZAT, 1973, Fig. 11, *d*). The phyllotaxis of *Chionohebe* resembles that of succulent plants such as *Pterocactus kunzii*, as illustrated by BILHUBER (1933). BILHUBER made HIRMER's " bijugy " the basis of a study of succulent plant phyllotaxis. His explanation of such " bijugate " patterns proposed a derivation from a hypothetical " Konstruktion " which had " unfavourable utilisation of space... without halving of the divergence angle ", to the actual system of " favourable utilisation space... with halving of the divergence angle ". Although this " splitting " theory was accepted in the influential work of SINNOTT (1960), it was criticised by CROIZAT (1961) who put into question the concept of " bijugy " on which BILHUBER's and many subsequent analyses have been based. CROIZAT analysed this sort of phyllotaxis with reference to the structure of the chiasma and to lines of growing points, and demonstrated that " bijugate " systems are structurally intermediate between decussate/whorled systems and spiral systems of the same phyllotactic series. HENSLOW (1876) showed clearly how spiral phyllotaxis may develop from opposite and decussate systems. Chiasmatic phyllotaxis is shared by all species of *Chionohebe*, which are also linked very closely by their solitary, salverform flowers (Fig. 2, *C1*).

3. LEAF-BASE AND CORTEX.

The nature of the leaf-base (= leaf-cushion, podarium, *soubassement foliaire*, etc.) in *Leonohebe* (Fig. 1, *b*, *c*, *d*) is problematic, and has hardly been studied. HOOKER (1844) described this structure in *Veronica [Leonohebe] odora* as follows : " each [leaf] is jointed upon a thickening of the stem, which thickened portion appears like a broad petiole, united to the branch, and extending from the base of the true petiole to the leaf below, its edges almost meeting those of a similar thickening below the opposite leaf, but leaving a furrow between, which is covered with a fine pubescence [the " bifarious stem pubescence " of other authors]... in many, and in most species indeed [i.e. *Hebe* s.s.], the stem is incrassated below the leaf, but the thickened portion has not, as here, the appearance of a distinct body ". Like HOOKER, HONG (1984) was impressed by this " distinct body " and used the " pulvinus " of the leaf-base as a synapomorphy for the group : *Detzneria*, *Hebe* s.l., *Chionohebe* and *Parahebe*. However, a descriptive account of this interesting structure, let alone an analysis of its evolution, remains to be undertaken. Its morphology is more varied than HONG implies — for example, while the leaf-base of *Leonohebe* shows the well-marked development noted by HOOKER, the leaf-base is scarcely pulvinate in *Hebe*.

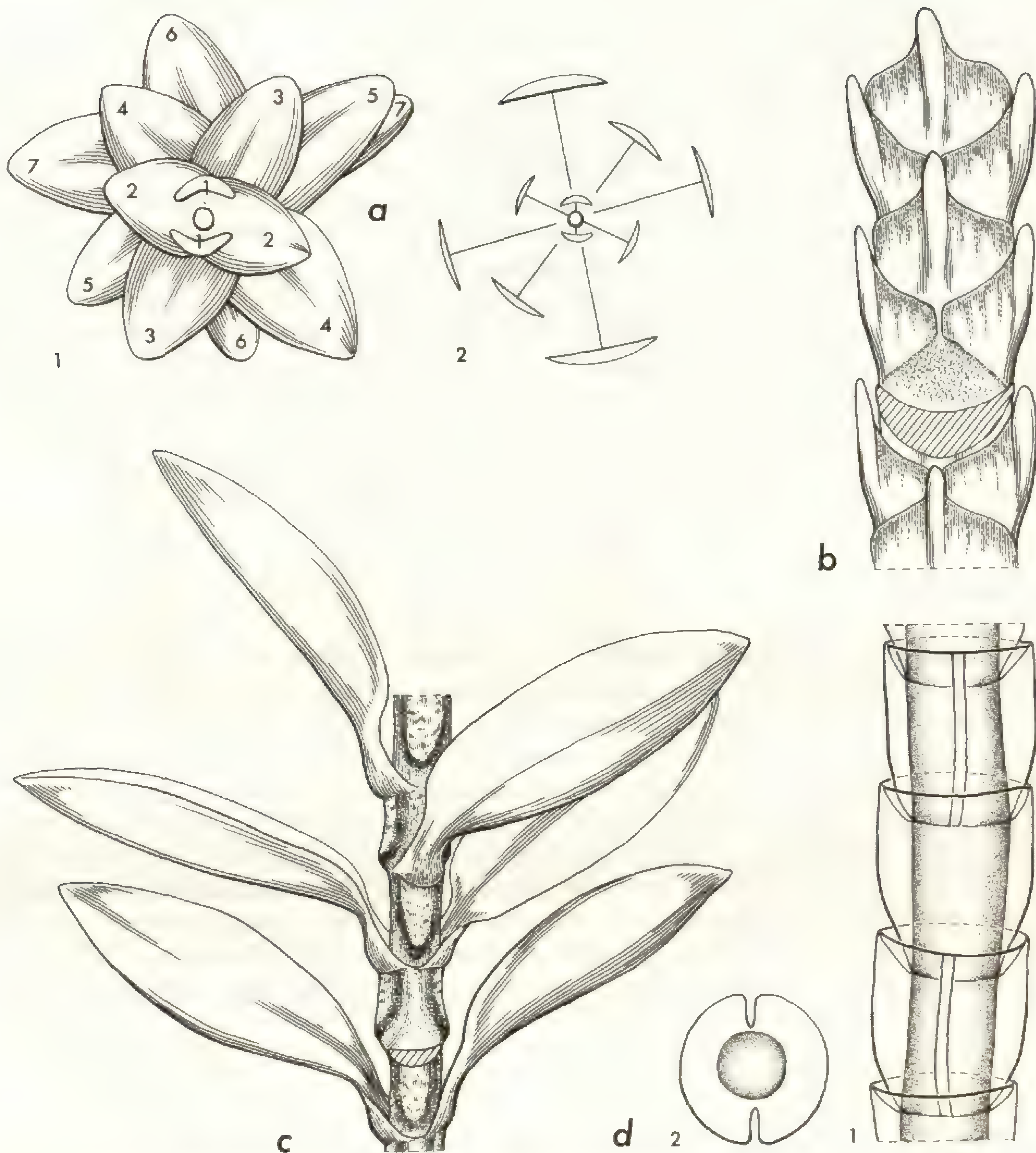


Fig. 1. — Aspects of shoot morphology in **Chionohebe** and **Leonohebe**. — **a**, **Chionohebe ciliolata** (*Heads*, 7.3.1987, OTA, Eyre Mts.) : **1**, shoot ; **2**, another shoot shown diagrammatically. — **b**, **Leonohebe lycopodioides** (*Keogh, Heads, Tangney & Patrick*, 12.1.1985, OTA, Mt. Ida). (A leaf has been removed at the cross-hatched area). The zone of the bifarious groove or pubescence is here represented by the leaf mucro which is closely appressed within the boundaries of this same zone, thus giving the series : groove (invagination) — hairs — mucro (evagination). — **c**, **Leonohebe mooreae** (*Ritchie*, CHR, Te Waewae). The decurrent pulvinate saddle-shaped leaf buttresses/bases/scars meet centrally at a bifarious strip which is often pubescent. — **d**, **Leonohebe** sect. **Salicornioides** : **1**, shoot ; **2**, transverse section. " Stele " stippled, cortex/leaf : not stippled. No sign of a node is visible. The bifarious zone is here represented by a deep groove.

The whipcord and ericoid shrubs of *Leonohebe* sect. *Flagriformes* have internodes which are photosynthetic and very similar in appearance to the leaves, while in *Leonohebe* sect. *Salicornioides* the leaf is entirely confluent with the cortex (Fig. 1, *d*). The absence of any articulation, and thus the ambiguous nature of any " leaf " or " node ", is striking. No visible articulation ever develops even in older shoots, and no " leaf " ever falls. The ring of tissue surrounding the vascular cylinder, the " cortex/leaf ", is eventually obliterated by secondary growth. Describing this shoot structure in *Veronica salicornioides*, Hooker (1864) wrote : " Leaves closely imbricating and closely appressed to and adnate with the branch [cf. his interpretation of *V. odora*, above], extremely short, opposite pairs connate throughout their length, each pair forming a short narrow ring about 1/20-1/10 inch deep around the branch ". Cheeseman (1925 : 782) described *V. propinqua* similarly : " Leaves... lower part adnate to the branch ". However, the structure regarded by Hooker and Cheeseman as the lower, adnate portion of *leaf* is interpreted by Ashwin (1961) as *stem* (cortex), with an unmarked node (" nodal joint obscure... the leaf appearing ± continuous with internode below "). This recalls the debate over similar structures in *Salicornia* and other genera of *Chenopodiaceae* (James & Kyhos, 1961). In both families " stem " and " leaf " have been assumed, with no real reason, to be homogeneous and mutually exclusive categories (Heads, 1984 ; Rutishauser & Sattler, 1989 ; Sattler & Rutishauser, 1990 ; Sattler, 1992 ; Sattler & Jeune, 1992).

4. Inflorescence.

Inflorescences of *Leonohebe* have all floral bracts opposite and connate, but in the inflorescences of *Hebe* and *Parahebe* phyllotaxis is spiral and sometimes complex. Occasionally the lowest two bracts in a *Hebe* inflorescence are in an " opposite pair ", but then these pair members are not truly opposite, but lie closer together adaxially in a geminate arrangement. Authors such as Guédès (1979) consider that such geminate organs do not belong to the same node and that they indicate " fusions "such as hypoclades, well-known in the inflorescences, of *Solanaceae*. Racemes of *Hebe* sp. aff. *rakaiensis* from Cobb Valley and Mt Peel, northwest Nelson, are made up of what appear to be pseudowhorls which are more or less disrupted along the rachis (or " drempted ", to use Croizat's, 1961, term), together with many germinate pairs in a very complex arrangement (pers. obs.). The inflorescence of *Hebe* may thus be the end result of a fundamental morphological reorganisation, involving reduction, recombination and suppression of parts.

5. Perianth.

Most contemporary authors (e.g. Airy Shaw, 1973) use Wettstein's (1891) classification of *Scrophulariaceae* and place *Veronica* and its allies in subfamily *Rhinanthoideae*. This subfamily is characterised by the posterior corolla lobes covered in the bud by one or both of the lateral lobes. However, in several species of *Chionohebe*, *Leonohebe* and *Ourisia* the posterior lobes regularly cover the lateral lobes. A specimen of *Chionohebe ciliolata* (*Mark & Burke*, 1967, OTA) has most flowers with the lateral lobes enclosing the two posterior lobes, but in several flowers one lateral is enclosed by the adjacent posterior lobe. Collections of

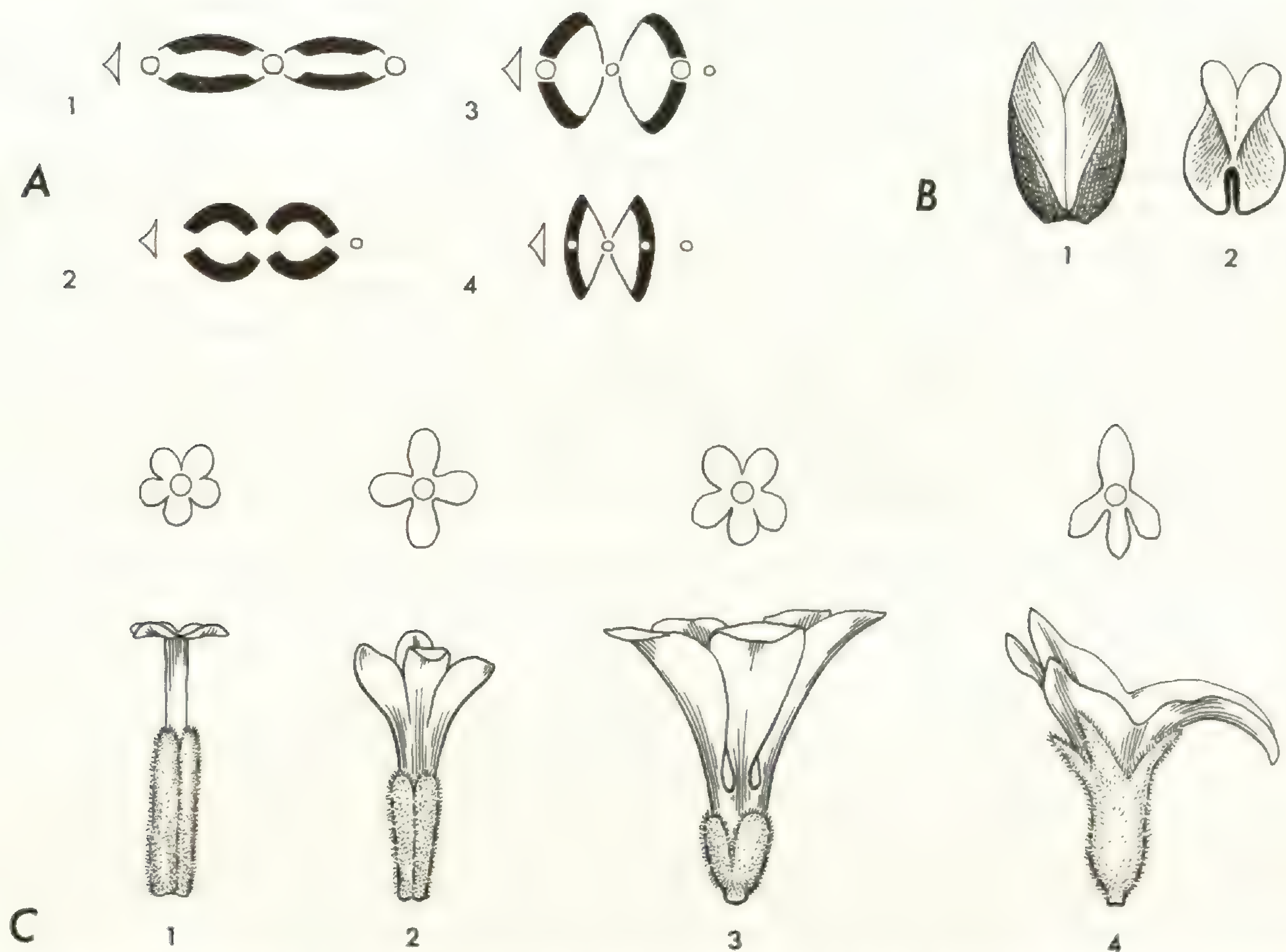


Fig. 2. — **A**. Cross-sections of fruits (diagrammatic and not to scale). Axis as circle, bract as triangle : **1, Leonohebe** sect. **Leonohebe** (laterally compressed) ; **2, L. cupressoides** ; **3, L. petriei** (" turgid ") ; **4, Hebe** (dorsally compressed). — **B**. Capsule dehiscence in *Hebe* : **1**, Outer view showing septicidal splitting and parting in the median line ; **2**, Inner view of one valve and columella with loculicidal dehiscence along the median line. — **C**. Perianths in the **Hebe** complex : **1**, Salverform flower of **Chionohebe** ; **2**, Intermediate condition of **Leonohebe** sect. **Leonohebe** ; **3**, Funnel-form corolla of **L. densifolia** ; **4**, Strong zygomorphy in **Hebe** (**H. acutiflora**, after Eagle, 1982), with the three anterior lobes and the posterior lobe forming two lips.

Leonohebe petriei from the Eyre Mts. (*Heads*, 7.3.1987, OTA) have some buds with the lateral corolla lobes enclosing the posterior lobe, while in other buds the posterior lobe encloses the laterals. Plants of *L. densifolia* on Mt Buster (Mt. Ida Range) had the posterior corolla lobes enclosing the lateral lobes in bud (pers. obs.). In buds of New Zealand species of *Ourisia* and also in at least one Chilean species the two posterior corolla lobes overlap the lateral lobes (Moore, 1961). Thus Wettstein's subfamilies " deconstruct " in these relictual southern forms with multiple affinities. The position of these genera in *Scrophulariaceae* is complex, as they recombine characters of different groups to such an extent that characters of different subfamilies may appear on the same plant. The group cannot simply be a secondary outlier derived from *Veronica*, which in comparison with the *Hebe* complex appears to have a very homogeneous floral and carpic structure, as well as habit. A detailed study or perianths in the group (Saunders, 1934) revealed the complete absence of marginal veins in the sepals of *L.*

ciliolata as " an altogether exceptional case ". Such " exceptions " in southern taxa have generally been interpreted as secondary developments from the " normal " condition, but are here interpreted as relictual variation, dating back to, or before, the primary differentiation of the northern and southern groups as such.

The perianth of all *Hebe* s.s., most *Veronica* and some *Leonohebe* and *Parahebe* species is unusual in the *Scrophulariaceae* as the posterior sepal typical of the family is absent, giving four calyx lobes. In addition, the usual two posterior petals are represented by one large one, giving four corolla lobes (EICHLER, 1875 ; AIRY SHAW, 1973). The androecium is also reduced to two stamens in *Veronica* and in the *Hebe* complex. This led HOOKER and BENTHAM to include the whole *Hebe* complex in *Veronica*. However, members of the *Hebe* complex such as *Chionohebe*, *Leonohebe* sects. *Leonohebe*, *Densifoliae* and *Apiti*, *L. pauciflora*, *Parahebe trifida*, *P. birleyi* and *P. planopetiolata* have diverse flowers, none of which show any special similarity to those of *Veronica*, and 4-merous perianths and 2-merous androecia both occur elsewhere in the family.

Floral symmetry in the group ranges from regular (*Chionohebe* and many *Leonohebe* species) to strongly zygomorphic (*Hebe*) (Fig. 2, *C*). Zygomorphic flowers are usually regarded as being derived from radially symmetric flowers. For example HENSLOW (1895) regarded the 5-petal flower of *Chionohebe* as a " probably ancestral form of *Veronica* ". Similarly, SAUNDERS (1934) concluded that *Chionohebe*, together with the tropical east African *V. keniensis* and *V. aberdarica* (see also HEDBERG, 1957), all have characteristically K5C5 flowers and are thus " primitive types ". Here the traditional view that the zygomorphy of *Veronica* must be derived neatly contradicts the equally traditional view that South Pacific and African genera must be derived from " Holarctic " forms such as *Veronica*. Certainly it is unnecessary to derive the regular flower from the zygomorphic *Veronica* or *Hebe* s.s. type of flower, but equally there is no need to see the zygomorphy of *Veronica* and *Hebe* as derived from radially symmetric flowers. Both can be interpreted as alternative symmetries attained during the suppression of parts and reduction of the higher order symmetries of the pre-floral " cone " (CROIZAT, 1961 ; HEADS, 1984). This process has led to other manifestations of zygomorphy, for example in *Parahebe linifolia* subsp. *brevistylis* where the suture between the stigma lobes runs at 90° to the ovary septum, apparently the result of twisting in the style (GARNOCK-JONES, 1975). This may be compared with developmental and phylogenetic torsions in groups such as orchids, gastropods and vertebrates. Such differential growth within an apparently unitary structure reveals the different structural components which predate the existence of the structure as such, as in a bimetallic strip (FERMOND, 1858). Zygomorphy and torsion are no more or less derived than is the regular, untorted state (which in fact often reveals a telling trace of torsion). Likewise in biogeography, there is no need to invoke any lengthy migrations, either from north to south or vice versa. If a polyphyletic origin of angiosperms on a broad front is assumed (HEADS, 1984), the ancestral complex of the *Digitaleae* may already have been widespread along the northern and southern shores of Tethys when the southern members and their northern relatives differentiated. These views are in general agreement with HONG's (1984) conclusion that it is not possible to derive the southern *Hebe* group from the largely northern *Veronica*, although both are intimately related and share a common ancestral complex.

6. Breeding system.

Delph (1988, 1990) records the majority of species in *Hebe* s.l. as protandrous. *Hebe* group " *Paniculatae* " is protogynous (Moore, 1973), and so is the apparently unrelated *Leonohebe densifolia* (pers. obs.).

Delph (1988, 1990) records gynodioecy in some species of *Hebe* sect. *Subdistichae* and sect. *Hebe*, whereas all plants examined of *Hebe* sect. *Glaucae* had monomorphic, hermaphrodite flowers. Within *Leonohebe*, sections *Buxifoliatae*, *Flagriformes*, *Salicornioides* and *Aromaticae* are united by uniformly monomorphic flowers, supporting the affinities among them maintained here. Dimorphic flowers only are recorded in *Leonohebe* sects. *Connatae*, *Apiti* (gynodioecious) and *Leonohebe* (dioecious), as well as in *Chionohebe*. *Parahebe*, *Hebe* group " *Paniculatae* " and *Hebe macrantha* all share monomorphic, hermaphrodite flowers, supporting the suggestion made above that these three make up a large *Parahebe*. Thus there is a high degree of correlation between the breeding systems and taxonomic groups based on other characters.

Delph (1988, 1990) argues that since the family *Scrophulariaceae* has almost entirely hermaphrodite flowers, it follows that floral dimorphism is a derived condition in the *Hebe* group. This deduction seems unwarranted. The most common extant state is not necessarily primitive, and in any case the *Hebe* group is hardly a typical member of the family. As already indicated, it may well have basal affinities. In fact the prevalence of dicliny and dioecy in New Zealand plants is generally assumed to be secondarily derived. This is related to the idea that southern biotas are derived from northern ones, and also to the idea that the first angiosperms had " perfect " flowers. I have attempted to refute both these theories elsewhere (Heads, 1984, 1989, 1990*a*). The diclinous condition in angiosperms can be interpreted as inherited directly from the gymnospermous ancestral complex. The so-called " perfect ", bisexual flower found in most angiosperms can then be regarded as a secondary condition.

7. Disc.

The floral disc in the *Hebe* complex is well-developed. It has been little studied and may possess taxonomic characters in addition to the ciliate margin, recognised above as a useful marker in *Parahebe*. The discs of *Chionohebe* and *Leonohebe* seem to be generally larger, in relation to the ovary, than in *Hebe*. Hooker (1864) noted the " rather large " disc of *Chionohebe*, and Moore & Irwin (1978) illustrated the disc of *C. pulvinaris* extending to just over half the length of the ovary. In *Leonohebe* the disc is cupular or ringed in *L. petriei*, *L. densifolia*, *L. ciliolata* and *L. cheesemanii*, and *L. haastii* (Kirk, 1896 ; Cheeseman, 1906 ; Simpson & Thomson, 1943 ; Simpson, 1952). In *L. densifolia* the disc is massive and doughnut shaped, spreading laterally, while in *L. tumida* it is particularly conspicuous and in female buds may reach 1/3 the length of the ovary. In *Leonohebe* disc development in proportion to the ovary is perhaps greatest in *L. cupressoides* (pers. obs.). The colour of the disc may also vary, for example in *L. epacridea* the disc is golden yellow, whereas in *L. cheesemanii* it is short and green.

8. Ovary and Fruit.

Moore (1961) noted that plants treated here as *Leonohebe* sect. *Leonohebe*, plus the unrelated *Hebe macrantha* (probably a *Parahebe*), are " difficult to accomodate in *Hebe*... as the capsules are strongly laterally compressed [Fig. 2, *A* this paper]. In having the septum across the narrowest diameter they resemble *Pygmea*, *Parahebe*, and *Veronica*, [and *Aragoa*] but the septum is long, not short as in those genera... ». The classification followed here does not use these capsule characters at generic level. The capsules of *Hebe* (dorsally compressed with septicidal dehiscence) and of *Veronica* (laterally compressed with usually loculicidal dehiscence) are fairly well-defined, but capsules in *Leonohebe* and *Parahebe* are more varied. For example, capsules in *L.* sect. *Buxifoliatae* range from dorsally compressed, with only slight loculicidal dehiscence, to laterally compressed, obcordate and didymous, with loculicidal dehiscence extending to at least halfway. Capsule dehiscence in *Parahebe* can be either septicidal or loculicidal. As with the perianth aestivation, it is this breakdown of characters which are elsewhere so useful which makes the group so intractable taxonomically.

Trimerous fruits are found regularly in *Leonohebe benthamii* (Moore, 1961) and in a single collection of *L. ciliolata* (*Mark & Adams*, 27.12.1967 (OTA) Arthur's Pass). Elsewhere in the family, *Bowkeria* of South Africa seems to be the only genus with a regularly trimerous gynoecium.

9. Chromosome number.

Different ploidy levels are found within single species of *Veronica* (Darlington & Wylie, 1955), in *Hebe diosmifolia* (Murray et al., 1989) and in *Leonohebe odora* (Heads, 1992). Despite this variation, in other cases chromosome numbers may be very constant in larger groups. A basic number of x = 21 is present in all *Chionohebe*, most *Leonohebe*, and in many *Parahebe* species (incl. *Hebe* group " *Paniculatae* " and *H. macrantha*). In contrast, 47 out of 50 species of *Hebe* s.s. have x = 20 (Hair, 1967, 1970). *L. benthamii* of the subantarctic Auckland and Campbell Islands is a very distinctive form with the " wrong " number, n = 20, for its genus and in this case the " incongruent " cytological differentiation is suggestive of a standard biogeographic connection. *L. benthamii* ranges on the southern arc : Auckland Is.-Campbell Is., *Hebe* is best represented to the northeast, while the rest of *Leonohebe* trends westwards. Thus *L. benthamii* represents a pivotal form connecting *Leonohebe* with *Hebe* phylogenetically and biogeographically. Although the species clearly lies in *Leonohebe* through its inflorescence and foliage, it displays " incongruent " links with *Hebe*, notably its chromosome number and its large leaved, orthotropic habit.

THE " WHIPCORD-SHRUB " HABIT

Members of *Leonohebe* sects. *Leonohebe*, *Flagriformes*, *Salicorniodes* and *Aromaticae* (together equivalent to *Veronica* subgen. *Pseudoveronica* J. B. Armstrong, 1881) form shrubs

with a distinctive habit, similar to that of ericoid shrubs, with small, appressed, scale leaves (Fig. 1, *b*) giving the stems the appearance of plaited leather whipcord.

CHEESEMAN (1914) summed up an interesting aspect of the architecture of these plants : " The whipcord *Veronicas* are remarkable for the extent to which they resemble plants of very different families. *V. cupressoides* possibly offers as striking an instance as any, for the manner in which the branchlets mimic, as it were, those of a cypress never fails to impress even the most casual observer. We have already seen that *V. tetragona*, when first discovered, was actually figured in mistake for a *Podocarpus*. [Even in modern times expert botanists have identified sterile collections of *Dacrydium biforme (Podocarpaceae)* as *Hebe ochracea*]. *V. lycopodioides* has the aspect of several Lycopods with appressed scale-like leaves. Finally, *V. salicornioides* was named on account of the likeness of its branches to those of a species of *Salicornia*. " The habit of different members of *Leonohebe* is also very similar to that of some *Crassula* species, the only real difference being the succulence of the latter and even this occurs in *Leonohebe salicornioides*. *L.* sect. *Flagriformes* is vegetatively very close indeed to *C. lycopodioides* of Namibia, and the habit of *L.* sect. *Leonohebe* closely resembles that of *C. columella* and *C. jacobseniana* of Cape Province, South Africa. Similar structures are also found in many members of *Anacampseros* (*Portulacaceae* — southwest, central and east Africa, southern Australia). BENTHAM (1846) regarded the habit of *V. tetragona* (here *Leonohebe tetragona*) as similar to that of the ericaceous *Andromeda* and *Cassiope*. HENSLOW (1895) wrote that the small appressed leaves of forms placed here in *Leonohebe* are comparable with those of Californian and Japanese *Cupressaceae*, with *Tamarix (Tamaricaceae)*, and with *Salsola (Chenopodiaceae)* of African deserts. Foliar dimorphism similar to that of *Leonohebe* is also found in *Cupressaceae* and *Tamaricaceae*. KIRK (1879) made the accurate and interesting comparison between the branching architecture of *V. armstrongii* and that of certain coralline algae, which recalls DAUGET's (1986) comparative analysis of tree and coral architecture.

The meaning of these parallels among seed-plant families such as *Cupressaceae*, *Podocarpaceae*, *Ericaceae*, *Crassulaceae*, *Scrophulariaceae*, *Portulacaceae*, *Chenopodiaceae* and *Tamaricaceae* has never been explained. It is suggested below that all these plants have undergone a similar morphogenetic process in which inflorescences, or rather sexualised zones, have been sterilised in some early phase of seed-plant differentiation, to form secondarily vegetative shoots with restriction of actually sexual zones to distal sectors. " True leaves " are present only as occasional " juvenile " or " reversion " foliage, and the scale foliage of most of the plant is made up of floral bracts deprived of flowers.

1. LONG AND SHORT SHOOT DIFFERENTIATION.

The distinctive architecture of the whipcord shrubs in *Leonohebe* differs strikingly from that of the orthotropic, large-leaved plants in *Hebe*. The whipcords are characterised by foliage of very small, sessile, connate, scale-like leaves, sometimes with vasculature evident as parallel " ribs ", and also by differentiation of plagiotropic long shoots and orthotropic short shoots. Flowering short shoots, often about 10 cm long, tend to arise in two rows on the upper side of decumbent or arching, non-flowering long shoots (Fig. 3, *B*). This arrangement of short shoots gives the branch complexes a dorsiventral structure which resembles the distichous symmetry of plagiotropic, anisophyllous shoots of other *Digitaleae* referred to above, as well

as pinnate structure in many leaves and inflorescences. Long and short shoots in *Leonohebe* are often somewhat recurved at the tips. This recurvature is a further expression of plagiotropy, which in flowering plants is often associated with inflorescence (for example in *Boraginaceae* and *Solanaceae*). COCKAYNE (1909), SIMPSON & THOMSON (1943), SIMPSON (1945) and ASHWIN (1961) have contributed notes on these dorsiventral shoots, while EAGLE (1982) and MARK & ADAMS (1973) provide good illustrations.

2. INFLORESCENCE.

In the whipcords and related plants inflorescences terminate short shoots. This arrangement apparently contrasts neatly with that of *Hebe* (Fig. 3, *A*), in which orthotropic, monopodial branch complexes bear massive inflorescences in lateral position and architecture conforms to RAUH's model (HALLÉ et al., 1978). However, in the whipcords the terminal inflorescence is very small and simple and the vegetative leaves are very similar to the floral bracts, unlike the situation in *Hebe*. This suggests that shoot complexes in the whipcords and their relatives (i.e. *Leonohebe*) are largely sterilised, originally many-flowered, racemes and panicles. As MOORE (1967) observed, in the inflorescences of the whipcords and relatives " the bracts are opposite and almost as large as the leaves, so that the flowers can almost be regarded as solitary and axillary [rather than grouped in a terminal raceme] ". The reduction of the inflorescence at least hinted at in these plants is seen clearly in those members of *Leonohebe* and *Chionohebe* which have inflorescences of few-flowered spikelets. This set-up appears to be very different from that of *Hebe*, with its massive racemes, only because in *Hebe* the minute floral bracts differ greatly in morphology and arrangement from the large foliage leaves. If enough bracts were sterilised basally on the *Hebe* inflorescence, and the large vegetative leaves were likewise suppressed and present only as occasional " juvenile " or " reversion " leaves, the " reduction " to a 1-few-flowered inflorescence noted by MOORE would take place. The distinction between " lateral " and " terminal " blurs here, and of course every flower or inflorescence terminates an axis of some sort.

Sterile portions of inflorescences were observed by MOORE (1961) in all four species treated here in *L.* sect. *Connatae*. This is especially striking in *L. petriei* where the lowermost bracts are sometimes without flowers to a length of 3 cm up the axis. In *L. haastii* var. *humilis* and *L. ramosissima* specimens often have imperfectly developed inflorescences with many empty bracts. In *L. epacridea* only the lowest 2-4 flowers of each spikelet are fully developed.

3. DIMORPHIC FOLIAGE.

The strongly dimorphic foliage of plants treated here in *Leonohebe* was first discussed by KIRK (1879, 1896). The so-called " juvenile " or " reversion " leaves in *Leonohebe* are quite distinct from the normal scale leaves. (As POETHIG, 1990, noted : " The use of terms juvenile and adult for different phases of shoot growth implies that these phases are regulated by temporal factors, but it would be just as reasonable to describe these as basal and apical patterns of development... "). " Juvenile " leaves have not been seen in all whipcord species, but in all cases described are " spreading, petiolate, membranous, entire or pinnatifidly toothed



Fig. 3. — Architecture in **Leonohebe** and **Hebe** (diagrammatic) : **A. Hebe**, vegetative axes all orthotropic, with two kinds of foliage : " vegetative leaves " and inflorescence bracts. Inflorescence phyllotaxis dirempted from verticillate into complex spirals ; **B. Leonohebe**, axes often plagiotropic, two kinds of foliage : " reversion " or " juvenile " foliage, and inflorescence bracts, the latter mostly sterile. Flowers restricted to ends of branches. Inflorescence phyllotaxis remains strictly opposite throughout.

or lobed " (Ashwin, 1961). Cheeseman (1914) gives an excellent illustration showing the " reversion " foliage of lobed " phylloids " in *L. cupressoides*. In addition, unlike normal leaves, pairs of " juvenile " leaves are not connate, and each leaf has a well-marked articulation at the base. The " juvenile " foliage thus shows strong parallels with the vegetative foliage of *Parahebe*. Indeed, it occurred to Armstrong (1881) that the lobulate leaves of the " juvenile " foliage, " so often absent, are the true leaves, and that the scale-like productions commonly called leaves are in reality not true leaves... ". This idea is supported here. Armstrong suggested that the scale leaves of the whipcord shrubs are modified petioles, and Goebel (1905 : 353) suggested that they correspond to the leaf-base of the " juvenile " leaves. These suggestions are not inaccurate, but both Armstrong and Goebel overlooked the virtual identity of the " scale leaves " and the inflorescence bracts in these plants. This is in striking contrast to the situation in *Hebe*, where bracts and leaves have quite different size, shape, texture, etc.

4. Summary of the whipcord habit.

Evolution in seed plants has generally involved a large amount of sterilisation, with sporogenous tissue being progressively restricted to distal portions of axes (Heads, 1984). The hypothesis that the simple process of inflorescence sterilisation occurred in whipcords accounts simultaneously for several aspects of their architecture. With respect to the " mimicing " of many families, the whipcords may be descended from an ancestral complex which was already architecturally diverse (Heads, 1985), but whose members all underwent a similar process of sterilisation leading to the ericoid facies.

The process also accounts for :

— the presence of empty, sterile bracts either within the inflorescence or extending some distance down the shoot below the actual inflorescence, as in *Leonohebe* sect. *Connatae* ;

— the similarity of the floral bracts and the leaves in *Leonohebe* (in size, shape, decussate position and connate arrangement), but not in *Hebe* ;

— the presence of strongly " dimorphic " foliage in *Leonohebe* but " not " in *Hebe*. If the inflorescence bracts are taken into consideration, then both genera, like many plants, have clearly " dimorphic ", " heterophyllous " foliage ;

— the inflorescence being " terminal " in most of *Leonohebe* (six of the eight sections), but virtually always lateral in *Hebe*. If enough bracts were sterilised basally on the " lateral " inflorescence of *Hebe* and the vegetative shoots were relatively suppressed, at a certain point the inflorescences would be regarded as " terminal " and the foliage heterophyllous. The so-called " juvenile " or " reversion " foliage common in *Leonohebe*, particularly on basal laterals, seems to be the remnant of an earlier pre-floral phase of foliage which comprises the normal vegetative leaves in *Parahebe* and *Hebe*.

This interpretation of whipcord and similar ericoid architecture in *Leonohebe* may also relate to the architecture of the " divaricating shrubs " which are particularly abundant in New Zealand and Madagascar (Heads, 1990*b*). In Madagascan *Didiereaceae* Choux (1934) observed structural and morphogenetic parallels between the " cymose " vegetative branching of these plants and the inflorescence architecture of otherwise non-divaricating plants. Investigations along these lines may go some way to accounting for what Dawson (1988) has accurately identified as " the small leaved shrub problem " in the New Zealand flora — how and why is there such a diversity there of small leaved shrubs with divaricating, whipcord and ericoid habit? The process described here would explain both the " whipcord " and " divaricate " habits as relictual inflorescence structures. It may also explain why the branch architecture of *L. cupressoides*, described by Cheeseman (1925) as " divaricating ", can be compared with that of the inflorescence in *Hebe divaricata* (Cheesem.) Ckne. & Allan. Inflorescence sterilisation also accounts for the " ericoid " habit, and is compatible with Watson's (1964) interpretation of floral bracts in *Epacridaceae* as reduced flowers.

In *Parahebe ciliata* of New Guinea basal rhizome-like shoots occasionally develop (*A. F. Mark*, 6.6.1967, OTA, Mt. Wilhelm), bearing minute, scale-like, connate, foliar organs resembling foliage of *Leonohebe*. This sterile-inflorescence shoot architecture in basal position may also be found in the " juvenile " stage of *Eucalyptus (Myrtaceae)* and in the divaricating

" juvenile "stage of plants such as *Pennantia corymbosa (Icacinaceae)*, and may be compared with fertile inflorescences borne basally on the trunk in plants such as *Acrotriche (Epacridaceae)*, *Goniothalamus (Annonaceae)* and *Ficus spp. (Moraceae)*, some of the latter with geocarpic inflorescences on long " whips ".

GENERIC AND SUBGENERIC DESCRIPTIONS

CHIONOHEBE Briggs & Ehrendorfer (1976 : 1).

— *Pygmea* HOOK f. (1864 : 217) *non Pygmaea* STACKHOUSE (Lichenes).

TYPE : *Chionohebe ciliolata* (Hook. f.) Briggs & Ehrendorfer.

Subshrubs or perennial herbs ± woody at base, forming dense cushions of tightly compacted stems, or looser cushions or mats. Leaves entire, sessile, imbricated in chiasmatic pairs, internodes very short. Flowers solitary, sessile or subsessile, lateral near stem tips, with one pair of connate bracts. Calyx with 5 equal lobes. Corolla small, usually < 5 mm diameter, salverform, with 5 ± equal lobes. Stamens 2, inserted near throat of corolla. Disc annular, rather large. Capsule obcordate and didymous, slightly laterally compressed, splitting loculicidally and septicidally into 4 valves. Chromosome number : x = 21 (HAIR, 1970). Fig. 1,*a* ; 2,*C1*.

HOOKER's (1864) description and delimitation of the genus were satisfactory, but BENTHAM & HOOKER (1876) later added *Veronica densifolia*, rendering the group heterogeneous. BENTHAM & HOOKER's decision was followed by ASHWIN (1961) and BRIGGS & EHRENDORFER (1976), but not by CHEESEMAN (1925) who maintained *Pygmea* in the narrow sense of HOOKER (1864). CHEESEMAN noted that the three species of *Pygmea* " differ from *Veronica* [incl. *Hebe* etc.] in the 5- or 6-partite corolla and in the leaves not being quadrifariously arranged ". Some East African species of *Veronica*, as well as species of *Parahebe* and *Leonohebe* have 5-partite corollas, but the observation that the leaves of *Pygmea* are " not quadrifarious ", or " not opposite ", as discussed above under " Phyllotaxis ", is of taxonomic value.

Morphological differentiation within the genus lies largely in the distribution of hairs on the leaf. Hairs may be absent, restricted to the margins, or be present on apical and/or basal sectors (ASHWIN, 1961).

LEONOHEBE Heads (1987 : 4).

TYPE : *Leonohebe ciliolata* (Hook. f.) Heads.

Shrubs or subshrubs, foliage small, often scale-like, entire, with varied patterns of pubescence, pairs connate at base and similar to the floral bracts. " Juvenile "or " reversion " foliage sometimes present, often laciniate, pairs not connate, abscission zone well-marked. Floral bracts opposite and connate throughout the inflorescence (inflorescence architecture of

L. petriei unclear). Corolla zygomorphic or regular, 4-, 5- or 6-lobed. Stamens 2, occasionally 3, rarely 4. Fruit a 2- or 3-celled capsule. Chromosome number : in 6 sections x = 21, in sections *Flagriformes* and *Apiti* x = 20 (HAIR, 1967). Fig. 1, 2.

Named in honour of the late Dr. Léon CROIZAT.

1. **Leonohebe** sect. **Densifoliae** Heads (1987 : 4).

TYPE : *Leonohebe densifolia* (F. Muell.) Heads.

Much-branched subshrubs, stems prostrate and rooting proximally, ascending distally, sometimes of " semi-whipcord " form, producing a dense cushion or loose mat, phyllotaxis decussate. Leaves dull olive-bronzy green, entire or trifid, 3-7 mm long, surface ± glabrous, margins cartilaginous, lower margins with thick, tooth-like cilia. Flowers lateral, solitary, with a pair of connate bracts, calyx glabrous or with glandular or eglandular pubescence, corolla blue or white, tube short, dilated into broad, funnelform, ± regular 5-lobed limb, posterior lobes covered by or covering lateral lobes in bud. Disc cupular. Capsule laterally compressed, obcordate, didymous, with wide septicidal dehiscence and narrow loculicidal dehiscence to at least half-way. Chromosome number : x = 21.

Usually on a flowering shoot there is a pair of flowers separated by the apical vegetative bud. Sometimes there is only a single flower. The " terminal " vegetative bud always develops concurrently (sylleptically) with the flower or flower pair. BENTHAM (1869) records 6 corolla lobes in Australian material of *L. densifolia*.

Plants of *L. densifolia* on Mt. Buster (Ida Ra.) were found to have protogynous flowers, with the stigmas protruding from the bud (pers. obs.).

The placement of *Parahebe trifida* and *P. birleyi* is problematic. The arrangement of the flowers, their 5-lobed perianth whorls and the large, funnel-form corollas resemble those of *Leonohebe* sect. *Densifoliae*.

2. **Leonohebe** Heads (1987 : 4) sect. **Leonohebe**. *Hebe* Group " Semiflagriformes " Moore (1961 ; 944).

TYPE : *Leonohebe ciliolata* (Hook. f.) Heads.

Low sub-shrubs or loose mats of ± strongly quadrifarious " semi-whipcord " branches spreading and ascending from a woody base. Leaves small, entire, similar to bracts, drying black, glabrous on surface, margins with comparatively few, large, tooth - or spine - like cilia, bases connate. " Reversion " foliage (as seen in *L. ciliolata*) irregularly lobulate or pinnatifid. Inflorescence of lateral spikelets crowded around vegetative bud of leader, each spikelet of 1-3 (4) pairs of flowers, flowers rarely solitary and axillary, bracts similar to leaves, all opposite and connate. Plants dioecious. Calyx 4-lobed, corolla white, 4-lobed, ± regular (anterior lobe not narrowed). Stamens 2 or very rarely 4. Disc cupular. Stigma sometimes large and frilled. Capsule laterally compressed, ± didymous, splitting loculicidally and septicidally into 4 ± equal valves. Chromosome number : x = 21.

The unusual sepal vasculature and occasional 3-merous fruit of *L. ciliolata* are mentioned above.

3. **Leonohebe** sect. **Connatae** Heads (1987 : 6).

TYPE : *Leonohebe epacridea* (Hook. f.) Heads.

Decumbent or prostrate shrubs, trailing or forming loose mats, leaves small, connate. Inflorescence a terminal head of many spikelets or a simple spike (*L. petriei*), main leaders often not flowering. Bracts similar to the leaves, all opposite and connate (except in *L. petriei*, where inflorescence architecture remains unclear). Plants gynodioecious. Calyx lobes 4-5, long and narrow, corolla white, ± regular or with the anterior lobe narrowed, tube long and narrow, limb small, 4-lobed. Capsule turgid, or dorsally or laterally compressed, sometimes didymous. Chromosome number : x = 21.

HOOKER (1864) placed *Veronica haastii* and *V. epacridea* together as his " Section 5 " of New Zealand *Veronica*, here treated as the core of *Leonohebe* sect. *Connatae*. HOOKER regarded the alliance as a " most remarkable form of the genus ", and noted the decumbent habit, the short, broad, rigid, densely imbricating leaves in connate pairs, and the flowers in sessile, terminal heads. CHEESEMAN (1925) placed the newly described *V. petriei* in the group and was followed in this by MOORE (1961). This treatment is followed here for lack of any clear alternative. The species is anomalous in either *Hebe* or *Leonohebe*. The wide variation in capsule morphology of the section is illustrated by EAGLE (1982).

4. **Leonohebe** sect. **Apiti** Heads (1987 : 7).

TYPE : *Leonohebe benthamii* (Hook. f.) Heads.

Shrubs 15 cm-1 m tall. Leaves to 40 mm long, with downy pubescence on margins and adaxial surface near apex, margins often toothed, leaf pairs connate, " juvenile " foliage unknown. Inflorescence the largest in the genus, a terminal, unbranched spike of at least 10 pairs of flowers, bracts opposite, connate, similar to leaves but smaller. Calyx 4-6 lobed. Corolla bright azure blue, 5-6-lobed, ± regular. Stamens 2-3. Capsule 2-3-celled. Chromosome number : n = 20.

Apiti is a Maori word signifying something confined ; a friend ; to lay a spell on ; to attack ; to put together ; to place side by side ; and to supplement.

5. **Leonohebe** sect. **Salicornioides** Heads (1987 : 7).

TYPE : *Leonohebe salicornioides* (Hook. f.) Heads.

Shrubs 10 cm to 1 m tall, shoots orthotropic or prostrate and rooting, stems often soft and fleshy, terete to slightly tetragonous. Scale-like leaves small, connate, nodal joint not evident, leaf tissue continuous with cortex of " internode " below. Stem with glabrous, bifarious

grooves. " Reversion " leaves rare, larger than ordinary leaves, cuneate-spathulate, spreading, irregularly lobulate, node clearly marked, leaf-bases not connate but confluent into 2 decurrent ridges enclosing each stem groove. Inflorescence a terminal head of spikes, each spike with up to 6 pairs of flowers, bracts similar to the scale-like leaves. Calyx with 2 anterior lobes ± completely fused into broad, obtuse lamina. Corolla white, lilac or mauve, 4-lobed, lobes ± equal, tube short. Disc lobed, to 1/2 length of ovary. Capsule dorsally compressed. Chromosome number : x = 21. n = 21 in *L. salicornioides* and *L. annulata*. *L. armstrongii* is tetraploid, and *L. ochracea* is an aneuploid variant : 2 n = 124.

This distinctive section differs from sect. *Flagriformes* through the absence of a node, the fused anterior calyx lobes and the basic chromosome number x = 21.

6. **Leonohebe** sect. **Aromaticae** Heads (1987 : 8).

TYPE : *Leonohebe cupressoides* (Hook. f.) Heads.

Rounded bushes to 2 m high, older branches with dark brown, flaking bark, final branchlets ± 1 mm diameter, ± glaucous to dark green, releasing a resinous aroma when crushed. Foliage dimorphic, both kinds with node evident. Scale-like leaves narrow-triangular, barely connate, internodes much longer than leaves. " Reversion " leaves with irregular or ± opposite lobes, not connate. Inflorescence a terminal, 6-8-flowered spike, bracts similar to scale-like leaves. Calyx with two anterior lobes fused into a single segment, two posterior lobes similarly fused. Corolla white or lilac, 4-lobed. Disc yellow, extending to 1/2 length of ovary. Capsule 2 × 1 mm, somewhat laterally compressed, grooved at septum, emarginate at apex. Chromosome number : n = 21.

HOOKER's (1864) *Veronica* " Section 4 " comprised a broad group of " whipcord " shrubs. *L. cupressoides* was placed in this group, but set apart from all the other species. CHEESEMAN (1925) followed a similar course, splitting off a group treated here as *L.* sect. *Leonohebe*, and also separating *L. cupressoides* — " a very remarkable species " — from the others. Its distinctive odour, strict orthotropy, slender branchlets, long internodes, glabrous rachis, fused anterior and posterior calyx lobes, and very small, laterally compressed capsule all distinguish this plant from *L.* sects. *Flagriformes* and *Salicornioides*. The lateral compression of the capsule resembles that of *L. pauciflora* (sect. *Buxifoliatae*), *L. densifolia*, *Chionohebe* and *Parahebe*.

7. **Leonohebe** sect. **Flagriformes** Heads (1987 : 8).

TYPE : *Leonohebe hectorii* (Hook. f.) Heads.

Small shrubs, sometimes ± cushion-shaped, leaders ± oblique to prostrate and rooting and forming a mat, bearing numerous orthotropic flowering shoots in 2-4 rows on the upper surface. Foliage often strongly dimorphic : 1. scale-like, similar to the inflorescence bracts, small, thick, deltoid-subulate, often mucronate and sometimes with parallel longitudinal vasculature evident as ridges, pairs connate, node evident. 2. larger, spreading, irregularly lobulate-pinnatifid to laciniate, pairs not connate, node evident. Inflorescences terminal,

simple, 4-14 flowered spikes, bracts all opposite and connate, similar to the scale-like foliage. Calyx lobes 4, free. Corolla white or lilac, 4-lobed, zygomorphic, anterior lobe often narrowed. Disc to 1/4 length of ovary. Capsule dorsally compressed. Chromosome number : x = 20.

Collections of *L. hectorii* from the Eyre Mts. (*Heads*, 7.3.1987, OTA) have the anterior corolla lobe folded conduplicately in the bud, completely enclosing the style prior to anthesis, as in members of sect. *Buxifoliatae*.

8. **Leonohebe** sect. **Buxifoliatae** Heads (1987 : 10).

TYPE : *Leonohebe odora* (Hook. f.) Heads.

Prostrate to erect shrubs to 2 m high, final branches dark or bronzy green, sometimes flexed plagiotropically. Young leaf pairs coherent by the margins until nearly fully grown, or not coherent, bud sinus broad, shield-shaped or obtrullate-rhomboid, or elliptic with truncate or cordate base barely connate below, leaf-scar raised on pulvinate base. Irregularly lobed " reversion " foliage very rare. Inflorescence terminal or intercalary, of simple spikelets or branched spikes, each spike with 1 to many pairs of flowers. Bracts opposite and connate throughout, at least lowermost bracts ± leaf-like. Calyx with anterior lobes fused or not. Corolla white or lilac, 3-4-lobed with anterior lobe absent or narrowed or conduplicately folded and enclosing style until anthesis, or corolla 5-lobed and ± regular with 2 posterior lobes. Disc present. Capsule dorsally compressed or laterally compressed and ± didymous. Chromosome number : x = 21, some populations of *L. odora* are tetraploid, *L. mooreae* is hexaploid and *L. masoniae* is aneuploid : n = 59.

This section is revised in HEADS (1992).

HEBE Commerson ex A.L. de Jussieu (1789).

TYPE : *Hebe magellanica* J. F. Gmel. (= *H. elliptica* (Forst. f.) Pennell).

Prostrate or erect shrubs or trees to 12 m tall with trunk to 1 m in diameter. Leaves of each opposite pair connate in bud by the margins, not diverging until almost fully grown. Inflorescences many-flowered lateral racemes, bract phyllotaxis spiral, complex, lowermost bracts sometimes opposite but not connate, whole inflorescence sometimes tending to distichy. Bracts much smaller than leaves and with different shape and texture. Calyx 4-lobed, anterior lobes fused or not. Corolla white, reddish purple, or bluish purple, 4-lobed, anterior lobe often narrow, posterior lobe often forming an erect upper lip with the other three lobes deflexed and together forming a lower lip. Capsule dorsally compressed. Disc present. Basic chromosome number x = 20. Aneuploid variants : *H. vernicosa* (n = 21), *H. macrocarpa* var. *brevifolia* (n = 59), *H. topiaria* (n = 61). Diploidy (2n = 40) and tetraploidy (2n = 80) occur in all sections. Hexaploidy (2n = 120) occurs, together with diploidy and tetraploidy, in Ser. *Occlusae* and Sect. *Subdistichae* only.

1. **Hebe** sect. **Subdistichae** Heads (1987 : 11).

TYPE : *Hebe diosmifolia* (A. Cunn.) Ckne. & Allan.

Prostrate to erect shrubs, leaves rather rigid, small for the genus, generally dark or bronzy green, sometimes glaucous, phyllotaxis tending to distichous. Sinus between the leaves in bud long, narrow, acute, petiole distinct and lamina cuneate to base. Inflorescence tending to branch, lowermost bracts sometimes opposite. Corolla white or pale blue.

MOORE (1967) described the " Gothic " arch of the sinus seen laterally at the base of the leaf pairs. The lowermost inflorescence bracts are sometimes opposite, and also recalling *Leonohebe* and *Parahebe* is MOORE's (1961) report that : " in rather pampered garden plants of *H. colensoi* and *H. vernicosa*... the usually vegetative tip tends to become reproductive ". In this section the lamina is glabrous except for the margins and midrib in *H. canterburiensis* and the entire leaf in *H. insularis* (Three Kings), in which the pubescence recalls that of *H. pubescens* (Coromandel-Barrier Is.) (sect. *Hebe* ser. *Hebe*) and the Chatham Is. group of sect. *Hebe* ser. *Occlusae*. Several members of the section have a similar habit to that of *Leonohebe* sect. *Buxifoliatae* and the two groups are often confused, sometimes on mixed sheets.

Branching in the inflorescence is very rare in *Hebe*, but is seen in several species of this section. It is known elsewhere in the genus only in the Kennedy Bay population of *H. macrocarpa*.

2. **Hebe** sect. **Glaucae** Heads (1987 : 11).

TYPE : *Hebe pinguifolia* (Hook. f.) Ckne. & Allan.

Decumbent to erect shrubs often with a woody stock, leaves glaucous, sometimes fleshy, leaf bud usually with the sinus totally occluded, inflorescences usually compact or narrow, with flowers sessile or only shortly pedicellate, lowermost bracts opposite or not. Corolla white, blue or purple.

The section has been recognised as a group by all authors from the time of HOOKER (1864) on. MOORE (1961) provided a useful division within sect. *Glaucae*, with one group having flowers quite sessile and lowermost bracts opposite, and one group with short pedicels and lowermost bracts not opposite.

The capsules of *H. amplexicaulis* and *H. allanii* and *H. pareora* are didymous (MOORE, 1961 ; GARNOCK-JONES & MOLLOY, 1982) — an unusual character in *Hebe*. The lamina (except the margin and midrib) of members of the section is glabrous except in *H. allanii*, treated here as a form under *H. amplexicaulis*.

3. **Hebe** sect. **Hebe**.

TYPE : *Hebe magellanica* J. F. Gmel. (= *H. elliptica* (Forst. f.) Pennell).

Prostrate to erect shrubs or trees, leaves bright green, not glaucous. Inflorescence a comparatively massive, many-flowered raceme. Calyx lobes 4, free. Corolla white to dark purplish blue or red. Disc present.

MOORE (1961) observed that in some species of *Hebe* the leaf-margins of an opposite pair " remain in close contact throughout their length [sect. *Hebe* ser. *Occlusae* and sect. *Subcarnosae*], but in those where a true petiole develops early the two leaf bases are separated in the bud by a distinct gap or sinus ". MOORE cites PETRIE's early use of this sinus as diagnostic at species level, but her own study is the first to really exploit the possibilities of this character. In particular her recognition of ser. *Hebe* (her " *Apertae* ") distinct from ser. *Occlusae* is quite novel. The two groups are difficult to distinguish morphologically, but it should be noted that the sinus character correlates with vicariant main massings, as ser. *Hebe* is mainly a southern group, ser. *Occlusae* a northern one. The two groups probably include each other's closest relatives (cf. MOORE, 1961), and are taken here to comprise sect. *Hebe*. However, ser. *Occlusae* warrants further study — a " *Hebe traversii* complex " may turn out to be a more useful concept.

Sect. **Hebe** ser. **Hebe**.

TYPE : *Hebe magellanica* J. F. Gmel.

Southern plants with a broad-square or narrow bud sinus.

This series is mixed with ser. *Occlusae* and sect. *Subdistichae* by CHEESEMAN (1925) in his species 1-46. The " Gothic " arch of the sinus is shared with sect. *Subdistichae*. The lamina (except midrib and margins) is usually glabrous, except in the Coromandel population of *H. pubescens*, which usually has the whole undersurface (at least when young) clad in soft, villous hairs. This can be compared with the pubescence of the Three Kings and Chatham Is. species of *Hebe*. Such form-making along tracks near present-day coasts vicariates with inland (to montane) forms such as *H. salicifolia*.

Sect. **Hebe** ser. **Occlusae** Heads (1987 : 11).

TYPE : *Hebe macrocarpa* (Vahl) Ckne. & Allan.

Northern plants without a sinus in the bud.

Members of this large group are found mainly in the northeast of New Zealand, while members of ser. *Hebe* range to the south and west.

GARNOCK-JONES (1976*a*) suggested that ser. *Occlusae* may be divided into two " sections ", one a group of northern, predominantly diploid species, with large leaves ($> 3 \times 1$ cm) and the other a group of southern, predominantly polypoid species with smaller leaves. However, *H. stricta* and *H. macrocarpa*, northern large-leaved species, are tetraploid or hexaploid, *H. parviflora* includes both diploid and tetraploid forms, and *H. traversii* (southern, small-leaved) is diploid. Thus a split along these lines may be possible, but cannot be simple.

ACKNOWLEDGMENTS : This work was funded by a fellowship from the Miss E. L. HELLABY INDIGENOUS GRASSLANDS RESEARCH TRUST. I also thank the Directors of CHR and AK for permission to work through their collections of *Scrophulariaceae*, and the Directors of CHR and WELT for loans of material. Drs. P. J. GARNOCK-JONES, P. WESTON, J. B. WILSON and the late Dr. L. B. MOORE read versions of the paper and made helpful suggestions.

REFERENCES

AIRY SHAW, H. K., 1973. — *J. C. Willis' Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*. 8th Ed. Cambridge University Press, London.

ALLAN, H. H., 1940. — Notes on New Zealand floristic botany, including descriptions of new species, etc. - No. 7. *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 69 : 270-281.

ALLAN, H. H., 1961. — *Flora of New Zealand*. Vol. 1. Government Printer, Wellington.

ARMSTRONG, J. B., 1881. — A synopsis of the New Zealand species of *Veronica*, Linn., with notes on new species. *Trans. New Zealand Inst.*, 13 : 344-359.

ARMSTRONG, J. E. & DOUGLAS, A. W., 1989. — The ontogenetic basis for corolla aestivation in *Scrophulariaceae*. *Bull. Torrey Bot. Club* 116 : 378-389.

ARROYO, M. T. K., 1984. — New species and combinations in *Ourisia (Scrophulariaceae)*. *New Zealand Journ. Botany* 22 : 447-464.

ASHWIN, M., 1961. — *Euphrasia, Hebe* (whipcord species), *Parahebe*, and *Pygmea*. *In* H. H. ALLAN (ed.), *Flora of New Zealand*. Government Printer, Wellington.

BAILLON, H., 1888. — *The Natural History of Plants*. Vol. 8. Transl. M. Hartog. Reeve, London.

BENTHAM, G., 1846. — *Scrophulariaceae*. *In* A. DE CANDOLLE (Ed.), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 10 : 320-586 ; 589-598. Paris, Masson.

BENTHAM, G. 1869. — *Scrophularineae*. Pp. 470-523. *In* G. BENTHAM, *Flora Australiensis* Vol. 4. Lovell Reeve, London.

BENTHAM, G. & HOOKER, J., 1876. — *Scrophularineae*. *In*. G. BENTHAM & J. D. HOOKER, *Genera Plantarum* 2 : 913-980. Reeve, London.

BILHUBER, E., 1933. — Beitrage zur Kenntnis der Organstellungen im Pflanzenreich. *Botan. Archiv.* 35 : 188-250.

BRIGGS, B. G. & EHRENDORFER, F., 1968. — New combinations in *Parahebe (Scrophulariaceae)*. *Taxon* 17 : 742.

BRIGGS, B. G. & EHRENDORFER, F., 1976. — *Chionohebe*, a new name for *Pygmea* Hook. f. (*Scrophulariaceae*). *Contrib. Herb. Aust.* 25 : 1-4.

BRIGGS, B. G. & EHRENDORFER, F., 1992. — A revision of the Australian species of *Parahebe* and *Derwentia (Scrophulariaceae)*. *Telopea* 5 : 241-287.

CHEESEMAN, T. F., 1906. — *Manual of the New Zealand Flora*. Government Printer, Wellington.

CHEESEMAN, T. F., 1914. — *Illustrations of the New Zealand Flora*. Government Printer, Wellington.

CHEESEMAN, T. F., 1925. — *Manual of the New Zealand Flora*. 2nd E. Government Printer, Wellington.

CHOUX, P., 1934. — Les Didiéréacées, xérophytes de Madagascar. *Mém. Acad. Malgache* [Tananarive] 17 : 1-70.

COCKAYNE, L., 1909. — *Report on a Botanical Survey of Stewart Island*. Government Printer, Wellington.

COCKAYNE, L., 1912. — Observations concerning evolution, derived from ecological studies in New Zealand. *Trans. New Zealand. Inst.* 44 : 1-50.

COCKAYNE, L. & ALLAN, H. H., 1927. — The present taxonomic status of the New Zealand species of *Hebe*. *Trans. New Zealand Inst.* 57 : 11-47.

CROIZAT, L., 1961. — *Principia Botanica*. Croizat, Caracas.

CROIZAT, L., 1973. — En torno al concepto de hoja. *Bibl. Acad. Ciencias Fis. Mat. Nat.* [Caracas] 12, 196 pp.

CRONQUIST, A., 1981. — *An Integrated System of Classification of the Flowering Plants.* Columbia University Press, New York.

DARLINGTON, C. D. & WYLIE, A. P., 1955. — *Chromosome Atlas of Flowering Plants.* 2nd Ed. Allan & Unwin, London.

DAUGET, J.-M., 1986. — *Application des Méthodes Architecturales aux Coraux, quelques traits communs aux formes vivantes fixées.* Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.

DAWSON, J., 1988. — *Forest Vines to Snow Tussocks : The Story of New Zealand Plants.* Victoria University Press, Wellington.

DELPH, L. F., 1988. — *The Evolution and maintenance of gender Dimorphism in New Zealand Hebe (Scrophulariaceae).* Unpublished Ph. D. thesis, University of Canterbury, New Zealand.

DELPH, L. F., 1990. — The evolution of gender dimorphism in New Zealand *Hebe (Scrophulariaceae)* species. *Evol. Trends Plants* 4 : 85-98.

DIELS, L., 1987. — Beitrage zur Kenntnis der Scrophulariaceen Afrikas. *Bot. Jahrb. Syst.* 23 : 471-496.

EAGLE, A., 1975. — *Eagle's Trees and Shrubs of New Zealand.* Collins, Auckland.

EAGLE, A., 1982. — *Eagle's Trees and Shrubs of New Zealand. Second Series.* Collins, Auckland.

EICHLER, A. W., 1875. — *Bluthendiagramme construirt und erlautert.* Liepzig.

FERMOND, C., 1858. — Faits pour servir à l'histoire générale de la fécondation chez les végétaux. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 47 : 1059-1061.

FRANKEL, O. H. & HAIR, J. B., 1937. — Studies on the cytology, genetics and taxonomy of New Zealand *Hebe* and *Veronica.* Part. 1. *New Zealand Journ. Sci. Technology* 18 : 669-687.

GARNOCK-JONES, P. J., 1975. — *A Systematic Study of Parahebe Oliver in New Zealand.* Unpubl. PhD thesis, University of Canterbury, Christchurch.

GARNOCK-JONES, P. J., 1976*a*. — *Hebe rapensis* (F. Brown) Garnock-Jones comb. nov. and its relationships. *New Zealand Journ. Botany* 14 : 79-83.

GARNOCK-JONES, P. J., 1976*b*. — Infraspecific taxonomy of *Parahebe linifolia (Scrophulariaceae). New Zealand Journ. Botany* 14 : 285-289.

GARNOCK-JONES, P. J. & MOLLOY, B. P. J., 1982. — Polymorphism and the taxonomic status of the *Hebe amplexicaulis* complex *(Scrophulariaceae). New Zealand Journ. Botany* 20 : 391-399.

GOEBEL, K., 1905. — *Organography of Plants.* Vol. 2. Oxford University Press, London.

GRAYER-BARKMEIJER, R. J., 1978. — Flavonoids in *Parahebe* and *Veronica* : a chemosystematic study. *Biochem. Syst. Ecol.* 6 : 131-137.

GUÉDÈS, M., 1979. — *Morphology of Seed-plants.* Cramer, Vaduz.

HAIR, J. B., 1967. — Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora - 10. *Hebe (Scrophulariaceae). New Zealand Journ. Botany* 5 : 322-352.

HAIR, J. B., 1970. — Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora - 13. *Parahebe* and *Pygmea (Scrophulariaceae). New Zealand Jour. Botany* 8 : 255-259.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & TOMLINSON, P. B., 1978. — *Tropical Trees and Forests : An Architectural Analysis.* Springer-Verlag, Berlin.

HALLIER, H., 1903. — Ueber die Abgrenzung und Verwandtschaft der einzeln Sippen bei den Scrophulariaceen. *Bull. Herb. Boiss.* II, 3 : 181-207.

HARTL, D., 1957. — Die Stellung von *Lindenbergia* Lehmann im System der Scrophulariaceen. *Beitr. Biol. Pflanzen* 33 : 265-277.

HEADS, M. J., 1984. — *Principia Botanica* : Croizat's contribution to botany. Pp. 26-48 *in* R. C. CRAW & G. W. GIBBS (Eds.), *Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica* [= *Tuatara* 27 (1)]. Victoria University Press, Wellington.

HEADS, M. J., 1985. — On the nature of ancestors. *Syst. Zool.* 34 : 205-215.

HEADS, M. J., 1987. — New names in New Zealand *Scrophulariaceae*. *Otago Bot. Soc. Newsletter* 5 : 4-11.

HEADS, M. J., 1989. — Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history : The parallel arcs model. *New Zealand Journ. Zoology* 16 : 549-585.

HEADS, M. J., 1990*a*. — A revision of the genera *Kelleria* and *Drapetes (Thymelaeaceae)*. *Australian Systematic Botany* 3 : 595-652.

HEADS, M. J., 1990*b*. — Mesozoic tectonics and the deconstruction of biogeography : a new model of Australasian biology. *J. Biogeography* 17 : 223-225.

HEADS, M. J., 1992. — Taxonomic notes on the *Hebe* complex (*Scrophulariaceae*) in New Zealand. *Candollea* 47 : 583-595.

HEADS, M. J., 1993. — Biogeography and biodiversity in *Hebe*, a South Pacific genus of *Scrophulariaceae*. *Candollea* 48 : 19-60.

HEDBERG, O., 1957. — Afroalpine vascular plants : a taxonomic revision. *Symbol. Bot. Upsal.* 15 : 1-411.

HENSLOW, G., 1876. — On the origin of the prevailing systems of phyllotaxis. *Trans. Linn. Soc. Lond.* 2 ser. Botany 1 : 37-45.

HENSLOW, G., 1895. — *The Origin of Plant Structures by Self-Adaptation to the Environment*. Kegan Paul, London.

HONG DE-YUAN, 1984. — Taxonomy and evolution of the *Veroniceae (Scrophulariaceae)* with special reference to palynology. *Opera Botanica* 75 : 1-60.

HOOKER, J. D., 1844. — *Flora Antarctica*. Reeve, London.

HOOKER, J. D., 1864. — *Handbook of the New Zealand Flora*. Reeve, London.

HORRELL, B. A., 1987. — *A Study of the Control of Phase Change in Selected Heteroblastic Species*. Unpublished M. Sc. Thesis, Otago University, Dunedin.

JAMES, L. E. & KYHOS, D. W., 1961. — The nature of the fleshy shoot in *Allenrolfia* and allied genera (*Chenopodiaceae*). *Amer. J. Bot.* 48 : 101-108.

JUSSIEU, A. L. DE, 1789. — *Genera Plantarum*. Paris.

KIRK, T., 1879. — Descriptions of new species. *Trans. New Zealand Inst.* 11 : 463-466.

KIRK, T., 1896. — Notes on certain veronicas and descriptions of new species. *Trans. New Zealand Inst.* 28 : 515-531.

LOISEAU, J.-E., 1969. — *La Phyllotaxie*. Masson, Paris.

MABBERLEY, D. J., 1986. — Adaptive syndromes of Afroalpine species of *Dendrosenecio*. Pp. 81-102 *in* F. VUILLEUMIER & M. MONASTERIO (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.

MARK, A. F. & ADAMS, N., 1973. — *New Zealand Alpine Plants*. Reed, Wellington.

MOORE, L. B., 1961. — *Hebe* (except whipcord species) and *Ourisia*. *In* H. H. ALLAN (Ed.), *Flora of New Zealand*. Vol. 1. Government Printer, Wellington.

MOORE, L. B., 1967. — How to look at *Hebe*. *Tuatara* 15 : 10-15.

MOORE, L. B., 1973. — Protogyny in *Hebe "Paniculatae"*. *New Zealand Journ. Botany* 11 : 173-176.

MOORE, L. B. & IRWIN, J. B., 1978. — *The Oxford Book of New Zealand Plants*. Oxford University Press, Wellington.

MURRAY, B. G., BRAGGINS, J. E. & NEWMAN, P. D., 1989. — Intraspecific polyploidy in *Hebe diosmifolia* (Cunn.) Cockayne et Allan (*Scrophulariaceae*). *New Zealand Journ. Botany* 27 : 587-589.

OLIVER, W. R. B., 1944. — The *Veronica*-like species of New Zealand. *Rec. Dominion Mus.* 1 : 228-231.

PENNELL, F. W., 1921. — *Veronica* in North and South America. *Rhodora* 23 : 1-22.

PHILLIPSON, P., 1980. — Taxonomy and leaf surface anatomy of *Hebe* Comm. ex Juss. (*Scrophulariaceae*). Unpublished M. Sc. thesis, University of Reading.

POETHIG, R. S., 1990. — Phase change and the regulation of shoot morphogenesis in plants. *Science* 250 : 923-930.

RATKOWSKY, D. & RATKOWSKY, A., 1974. — New plant discoveries in Tasmania. *Australian Plants* 7 : 384-386.

ROYEN, P. VAN, 1972. — The *Scrophulariaceae* of New Guinea. *Bot. Jahrb. Syst.* 91 : 388-397.

ROYEN, P. VAN, 1983. — *The Alpine Flora of New Guinea*. Vol. 4. Cramer, Vaduz.

ROYEN, P. VAN & EHRENDORFER, F., 1970. — New combinations in *Parahebe*. *Taxon* 19 : 483.

RUTISHAUSER, R. & SATTLER, R., 1989. — Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like " leaves " and leaf-like " shoots " in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea (Lentibulariaceae)*. *Bot. Jahrb. Syst.* 111 : 121-137.

SATTLER, R., 1992. — Process morphology : structural dynamics in development and evolution. *Can. J. Bot.* 70 : 708-714.

SATTLER, R. & JEUNE, B., 1992. — Multivariate analysis confirms the continuum view of plant form. *Anns. Bot.* 69 : 249-262.

SATTLER, R. & RUTISHAUSER, R., 1990. — Structural and dynamic descriptions of the development of *Utricularia foliosa* and *U. australis*. *Can. J. Bot.* 68 : 1989-2003.

SAUNDERS, E. R., 1934. — A study of *Veronica* from the viewpoint of certain floral characters. *J. Linn. Soc. Bot.* 49 : 453-493.

SIMPSON, G., 1945. — Notes on some New Zealand plants and descriptions of new species (No. 4). *Trans. Roy. Soc. New. Zealand* 75 : 187-202.

SIMPSON, G., 1952. — Notes on some New Zealand plants and descriptions of new species. (No. 5). *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 79 : 419-435.

SIMPSON, G. & THOMSON, J. S., 1943. — Notes on some New Zealand plants and descriptions of new species. *Trans. Roy. Soc. New Zealand* 73 : 155-171.

SINNOTT, E. W., 1960. — *Plant Morphogenesis*. McGraw Hill, New York.

THIERET, J. W., 1967. — Supraspecific classification in the *Scrophulariaceae* : A review. *Sida* 3 : 87-106.

WATSON, L., 1964. — Some remarkable inflorescences in the Ericales and their taxonomic significance. *Anns. Bot.* n. s. 28 : 311-318.

WETTSTEIN, R. VON, 1891. — *Scrophulariaceae*. *Nat. Pflanzenfam.* T. 4, Ab. 3b : 39-107.

Achevé d'imprimer le 30 juin 1994.

Le Bulletin des 3^e et 4^e trimestres de l'année 1993 a été diffusé le 24 décembre 1993.

IMPRIMERIE F. PAILLART, B.P. 109, 80103 ABBEVILLE — (D. 8930)
DÉPÔT LÉGAL : 2^e TRIMESTRE 1994.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 29. KEDDAM-MALPLANCHE, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. ALLORGE, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. PONCY, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

T. 32. FRIEDBERG, C. — Le savoir botanique des Bunaq : percevoir et classer dans le Haut Lamaknen (Timor, Indonésie). 1990, 304 p., 61 fig., 20 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

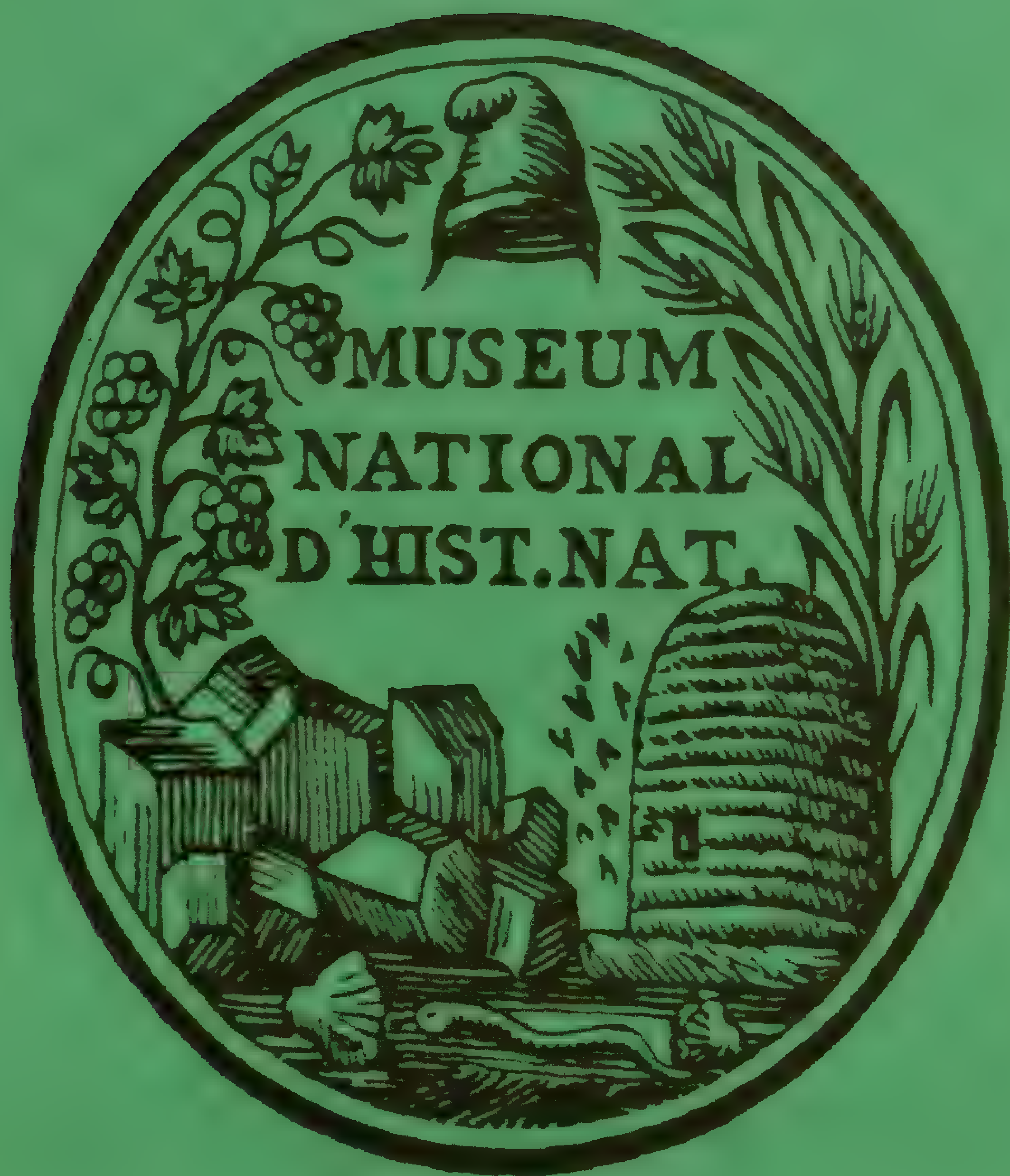
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

— Flore de Madagascar et des Comores, 94 vol. parus.
— Flore du Gabon, 33 vol. parus.
— Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 27 vol. parus.
— Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 19 vol. parus.
— Flore du Cameroun, 33 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.31.84).

— Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
— Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
— Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.

ISSN 0240-8937

QK1 .B9221

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION B

ADANSONIA

botanique

phytochimie

4e SÉRIE T. 16 1994, Nos 2-4

Avril-Décembre 1994

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Section B : ADANSONIA (BOTANIQUE)

Directeur : Professeur PH. MORAT, Laboratoire de Phanérogamie.
Rédacteur : J. JÉRÉMIE.
Rédacteur-adjoint : M. KEDDAM.
Comité de lecture : J. BOSSER, Paris; E. BOUREAU, Paris; F. EHRENDORFER, Vienne; F. R. FOSBERG, Washington; F. HALLÉ, Montpellier; N. HALLÉ, Paris; J.-L. HAMEL, Paris; V. H. HEYWOOD, Reading; L. A. S. JOHNSON, Sydney; S. JOVET, Paris; C. KALKMAN, Leiden; L. LACOSTE, Paris; J.-F. LEROY, Paris; A. LE THOMAS, Paris; D. MOLHO, Paris; R. E. G. PICHI-SERMOLLI, Perugia; P. H. RAVEN, St Louis; R. SCHNELL, Paris; A. TAKHTAJAN, Léningrad; M. VAN CAMPO, Montpellier.

La revue publie des articles en français ou en anglais, consacrés aux divers aspects de la botanique : systématique, biologie, écologie, anatomie, palynologie, phytochimie, etc.

Recommandations aux auteurs

Les manuscrits doivent être adressés directement à la Rédaction d'Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 PARIS, tél. 40.79.33.53. Ils sont examinés par les responsables de la revue, puis soumis à des rapporteurs.

Le texte doit être *dactylographié*, en double interligne, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titres, résumés français-anglais, adresse), les *citations bibliographiques*, les *listes de synonymes*, les *clés*.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Dans le texte, les références bibliographiques sont réduites aux noms d'auteurs suivis de la date de publication, renvoyant ainsi aisément à la liste bibliographique de fin d'article. Celle-ci doit être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et chronologique pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent être complètes : auteur(s), date, titre d'article, ouvrage ou revue, volume, pages, planches.

Dans le texte, aucun mot ne doit apparaître en majuscules, et seuls doivent être soulignés les groupes de mots que l'auteur désire faire ressortir en italiques.

Illustrations : Le format maximal des illustrations publiées est de 170 × 145 mm. Les dimensions des originaux devront donc être proportionnelles à celles des illustrations imprimées. Les dessins et les cartes doivent être réalisés sur bristol blanc ou calque; les photographies seront les plus nettes possible, sur papier blanc brillant. Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en chiffres arabes.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article.

S'adresser :

— pour la RÉDACTION, à Adansonia, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.33.53.
— pour les ABONNEMENTS et ACHATS, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.37.01. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour les ÉCHANGES, à la Bibliothèque Centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 40.79.36.41.

Abonnements pour l'année 1994 (Prix h.t.)

Abonnement général (Section A, B, C) : 1 800 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 800 F.
Section B : *Adansonia* botanique : 600 F.
Section C : Science de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 600 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1404 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4^e série, **16**, 1994 (publ. 1995), section B, *ADANSONIA*, n^os 2-4.

MISSOURI BOTANICAL

MAY 25 1995

GARDEN LIBRARY

SOMMAIRE — CONTENTS

TIREL, C. & VEILLON, J.-M. — Six nouvelles espèces de *Pittosporum* (*Pittosporaceae*) à fruits ornementés de Nouvelle-Calédonie 195

Six new species of Pittosporum (Pittosporaceae) with sculptured fruits from New Caledonia.

VELDKAMP, J.F. & NOWACK, R. — *Vietnamochloa aurea* (*Gramineae : Eragrostideae*), a new genus and species from Vietnam 213

Vietnamochloa aurea (Gramineae : Eragrostideae), nouveau genre et nouvelle espèce du Vietnam.

SZLACHETKO, D. L. & VEYRET, Y. — Deux espèces nouvelles de *Vanilla* (*Orchidaceae*) de Guyane française 219

Two new species of Vanilla (Orchidaceae) from French Guyana.

FOSBERG, F.R. † — A new species of *Scleria* (*Cyperaceae*) from New Caledonia 225

Une nouvelle espèce de Scleria (Cyperaceae) de Nouvelle-Calédonie.

VILLIERS, J.-F. — Une nouvelle espèce du genre *Adenanthera* L. (*Leguminosae, Mimosoideae*) à Madagascar 227

A new species of Adenanthera L. (Leguminosae, Mimosoideae) from Madagascar.

LUER, C.A. — A new species of *Pleurothallis* (*Orchidaceae*) from French Guyana ... 231

Une nouvelle espèce de Pleurothallis (Orchidaceae) de Guyane française.

JACQUES-FÉLIX, H. — Histoire des *Melastomataceae* d'Afrique 235

A history of African Melastomataceae.

BENTOUIL, B., HUBAC, J.-M. & JÉRÉMIE, J. — Notes taxonomiques à propos du genre *Ximenia* L. (*Olacaceae*)........ 313

Taxomomic notes on the genus Ximenia L. (Olacaceae).

BRETELER, F.J. — Novitates gabonenses 22. *Tapura arachnoidea* (*Dichapetalaceae*) a new species from Gabon........ 321

Novitates gabonenses 22. Tapura arachnoidea (Dichapetalaceae), une nouvelle espèce du Gabon.

VIANO, J., RAMANOELINA, P.A.R., BIANCHINI, J.P. & GAYDOU, E.M. — Caractères morphologiques et chimiques des graines de *Melaleuca quinquenervia* S.T. Blake (*Myrtaceae*) de Madagascar........ 325

Morphological and chemical characters of the seeds of Melaleuca quinquenervia S.T. Blake (Myrtaceae) in Madagascar.

BOGNER, J. & KNECHT, M. — A new *Cercestis* species (*Araceae*) from the Ivory Coast........ 331

Une nouvelle espèce de Cercestis (Araceae) de Côte-d'Ivoire.

DIALLO, A., SIDIBE, K., KOUROUMA, B. & VASSILIEV, B. — La croissance des rameaux d'une plante ligneuse de mangrove : *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*)........ 337

Branch growth in a woody mangrove species : Laguncularia racemosa Gaertn. (Combretaceae).

Revue bibliographique........ 343

Reviews.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 2-4 : 195-212.

Six nouvelles espèces de *Pittosporum* (*Pittosporaceae*) à fruits ornementés de Nouvelle-Calédonie

C. TIREL & J.-M. VEILLON

Résumé : Six nouvelles espèces néo-calédoniennes de *Pittosporum*, caractérisées par des fruits à surface sculptée et des inflorescences contractées, sont décrites et illustrées. Une clé pratique, accompagnée de photos permet de distinguer les 15 espèces qui, en Nouvelle-Calédonie, présentent ce type de péricarpe ornementé.

Summary : Six new species of *Pittosporum* from New-Caledonia, caracterized by the sculptured surface of the fruits and the compact inflorescences, are described and illustrated. A practical key, supplemented by photos, is presented to distinguish the 15 new-caledonian species with these sculptured capsules.

Christiane Tirel, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Jean-Marie Veillon, Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie.

Le genre *Pittosporum*, seul représentant de la famille des *Pittosporaceae* en Nouvelle-Calédonie, fait actuellement l'objet d'une révision dans le cadre de la Flore. Bien que plusieurs mises en synonymie s'imposent parmi les espèces déjà publiées, le nombre des taxons serait de l'ordre de 50, car plusieurs nouveautés ont été reconnues dans l'abondant matériel récolté récemment.

Alors que la plupart des *Pittosporum* présentent un fruit à surface lisse, parfois finement ridée ou granuleuse, il existe tout un ensemble d'espèces, répandues sur les Iles Hawaii, les Nouvelles-Hébrides et surtout en Nouvelle-Calédonie, chez lesquelles le péricarpe des capsules est pourvu d'ornementations souvent très accentuées. Ainsi les 2-3(-5) valves sont garnies de verrues, de tubercules plus ou moins pointus, d'épines, de crêtes ou d'ailes, la consistance de ces sculptures restant tendre sur le frais. Parmi les espèces néo-calédoniennes déjà établies, 9 appartiennent de façon certaine (tous les fruits ne sont pas connus) à ce groupe : *P. artense* Guillaumin, *P. baudouinii* Brongn. & Gris, *P. collinum* Guillaumin, *P. echinatum* Brongn. & Gris, *P. leratii* Guillaumin, *P. poueboense* Guillaumin, *P. suberosum* Schltr., *P. sylvaticum* Guillaumin (= *P. thyense* Guillaumin) et *P. obovatum* Guillaumin (= *P. lifuense* Guillaumin) une espèce chez laquelle les aspérités peuvent s'estomper.

En ce qui concerne les caractères intervenant dans la distinction des espèces, quatre revêtent une importance particulière, le premier soulignant en outre l'originalité du genre *Pittosporum* :

— Le degré de coalescence des pétales. La préfloraison imbriquée des (4) 5 pièces est particulièrement visible sur le bouton. Mais dans la fleur épanouie, les pétales, qui forment

souvent un tube dans la partie inférieure, peuvent être libres et valvaires, simplement contigus ou temporairement accolés, connivents ou encore, ce qui ne semble se produire qu'en Nouvelle-Calédonie, être soudés partiellement ou complètement en un tube gamophylle. C'est donc au sein même du genre que se produit le passage de la gamopétalie à la dialypétalie.

— Les modalités de la sexualité. Toutes les fleurs de *Pittosporum* possèdent un ovaire pluriovulé et 5 étamines, mais ces organes ne sont pas toujours fonctionnels. On reconnaît principalement deux types de fleurs : les unes à grandes étamines (anthères fertiles, oblongues, portées par un long filet) et à pistil élancé, les autres à étamines atrophiées (minuscules anthères sagittées, portées par un filet court et large), à ovaire trapu et stigmate un peu dilaté. Les premières sont ⚥ ou fonctionnellement ♂ si l'ovaire est stérile ; il est souvent difficile de trancher entre ces deux éventualités, sauf lorsque le pistil est visiblement atrophié comme dans *P. collinum* ou lorsque l'espèce ne possède qu'un type de fleur (espèce hermaphrodite). Les secondes, avec leurs petites anthères stériles ou presque, ne semblent pouvoir remplir que la fonction ♀. Généralement, en Nouvelle-Calédonie, les inflorescences regroupent l'un ou l'autre type de fleur ; elles sont portées par des individus distincts (espèces dioïques, gynodioïques ou peut-être polygames si, parmi les fleurs à grandes étamines, certaines sont ⚥ et d'autres fonctionnellement ♂) ou par le même individu (espèces monoïques, gynomonoïques ou polygames). Se rattachant à la dernière modalité, un petit nombre d'espèces, comme *P. ornatum*, réunissent les deux types floraux dans la même inflorescence, parfois accompagnés de fleurs à caractères intermédiaires.

— La position des inflorescences. Celles-ci peuvent être terminales (généralement au milieu des feuilles de la dernière touffe foliaire) ou latérales et dans ce cas être soit axillaires (à l'aisselle des feuilles), ce qui est relativement peu fréquent dans les espèces néocalédoniennes, soit situées dans la partie défeuillée des rameaux et il y a alors ramiflorie. Initialement au sommet des rameaux, les inflorescences terminales sont souvent déportées latéralement par le développement d'un bourgeon végétatif sous-jacent, la croissance étant de type sympodial. Lorsque le bourgeon latéral se développe sans délai, il peut produire rapidement une inflorescence terminale qui arrive à maturité presque en même temps que la précédente.

— L'organisation des inflorescences. L'unité fondamentale est la cyme multipare. Lorsque celle-ci est portée par un long pédoncule et que les pédicelles floraux sont également bien développés, l'inflorescence devient ombelliforme. Plusieurs cymes peuvent être associées en grappe, constituant des thyrses, généralement paniculiformes. Si parmi les axes inflorescentiels, seuls les pédicelles sont allongés, l'inflorescence devient fasciculée. Mais quand tous les axes se raccourcissent et qu'en particulier les pédicelles ne dépassant pas 1 cm, les fascicules ou les ombelles apparaissent de plus en plus contractés et tendent vers les glomérules. C'est ce dernier type d'inflorescence contractée qui s'observe chez toutes les espèces à fruits sculptés en Nouvelle-Calédonie.

Seules seront décrites ici les nouvelles espèces dont on connaît les fleurs et les fruits, et chez lesquelles la correspondance entre les spécimens florifères et fructifères a pu être établie. Les épithètes spécifiques font référence à l'ornementation des capsules.

Pittosporum brevispinum Veillon & Tirel, *sp. nov.* — Fig. 1.

Arbuscula ca. 3 m alta. Folia ad ramulorum extremitates gradatim disposita, petiolo 1-2,5 cm longo, lamina 4-11 mm longa, 1,5-2,5 cm lata, anguste elliptica basi angusta decurrentique apice acuto interdum obtuso, papyracea, utrimque glabra.

Planta probabiliter dioecia vel gynodioecia. Inflorescentiae glomerulatae, bracteis ovato-lanceolatis 3-4 mm longis ciliatis ; flores albi subsessili, sepalis liberis ovato-oblongis ca. 3 mm longis sparse puberulis, corolla hypocrateriformi petalis dimidio superiore tubi coherenti-connatis. Flores ♂ (vel ⚥) ad extremitates ramulorum juvenissimorum dispositi, corollae tubo ca. 10 mm longo lobis ovato-oblongis ca. 4 mm longis, staminibus grandibus tubum aequantibus, pistillo 12-14 mm longo. Flores ♀ corollae tubo 5,5-7 mm longo, staminibus parvis 2,5-5 mm longis, pistillo inflato 7-8 mm longo.

Fructus sessiles in parte defoliata ramulorum congesti, ca. 2 cm longi, valvis 2 dentibus tenuibus numerosis vestitis et utrisque crista longitudinali moderata instructis.

TYPE : *MacKee 25008*, Nouvelle-Calédonie, Pouembout, 30 m, forêt basse et dense, sur argiles noires profondes, fl. ♀ et fr., 16.II.1972 (holo-, P ; iso-, NOU, P).

Arbuste de 3 m env. Ecorce des rameaux beige clair, grisâtre, un peu rugueuse. Plante glabre, à l'exception d'une fine pubescence sur les extrémités florifères. Feuilles un peu échelonnées sur le sommet des rameaux ; pétiole mince, long de 1-2,5 cm ; limbe de 4-11 × 1,5-2,5 cm, étroitement elliptique, parfois vaguement lobé dans la moitié inférieure, à base aiguë et étroitement décurrente, à sommet aigu, parfois obtus, sur le frais vert foncé brillant au-dessus, un peu plus clair en dessous, sur le sec brun foncé et mat, papyracé, glabre des deux côtés. Nervation visible sur le sec ; 8-10 paires de fines nervures latérales ; réseau de nervilles à mailles assez lâches.

Inflorescences en glomérules de fleurs blanches, à tube de la corolle fendu jusqu'à mi-hauteur, odorantes ; bractées ovées-lancéolées, de 3-4 mm, bordées de poils minuscules ; boutons arrondis au sommet. Fleurs à grandes étamines et fleurs à petites étamines observées sur des individus différents. Fleurs fonctionnellement ♂ (ou ⚥), 10 env. par glomérule, situées à l'extrémité des très jeunes rameaux (feuilles de petite taille), à pédicelle ne dépassant pas 2,5 mm, à dense pubescence très fine ; calice à 5 sépales libres, ovés-oblongs, de 3 mm env., dorsalement à pubescence réduite à quelques poils minuscules, plus denses sur les bords ; corolle hypocratériforme, à tube subcylindrique, long de 10 mm env., aux pétales d'abord légèrement accolés puis libres dans la moitié inférieure, restant accolés-soudés dans la moitié supérieure et ne se séparant qu'exceptionnellement en fin d'anthèse, à lobes ovés-oblongs, de 4 mm env. ; étamines atteignant le niveau de la gorge, à filets de 7 mm, adhérant à la corolle vers le haut le long de la ligne interpétalaire, à anthères oblongues, de 3 mm ; pistil long de 12-14 mm, dépassant nettement la gorge ; ovaire oblong, garni de longs poils soyeux, à style élancé, glabre, non élargi au niveau du stigmate, parfois vaguement lobé. Fleurs fonctionnellement ♀ terminales et caulinaires ; corolle à tube de 5,5-7 mm, renflé dans la moitié inférieure ; étamines atrophiées de 2,5-5 mm ; pistil de 7-8 mm, à ovaire renflé et stigmate capité, dépassant la gorge.

Fruits sessiles, en amas compacts le long des rameaux ; capsules ellipsoïdes, de 2 × 1,5 cm env., à sculptures très denses, couvertes d'un fin tomentum brun ; 2 valves bombées, pourvues chacune d'une crête médiane plissée, plutôt discrète, parfois discontinue, et hérissées de fines dents hautes de 2-4 mm, ± unies à la base. Graines 25 env., longues de 5 mm env., fortement comprimées, brun foncé sur le sec.

P. brevispinum n'a été récolté que deux fois, dans la même localité, sur la côte ouest de la Grande-Terre, en forêt sclérophylle, non loin du littoral, sur argiles noires (pas d'apport serpentineux). Cette station a été détruite suite à des travaux d'exploitation agricole et l'espèce n'a pas été retrouvée.

La floraison et les fruits ont été observés en février ; les capsules matures provenaient probablement des fleurs de l'année précédente. La nature visqueuse de la pulpe qui entoure les graines et qui caractérise le genre, s'est maintenue sur les échantillons d'herbier.
Par la taille des feuilles, la couleur des fleurs et la position des fruits, cette espèce rappelle *P. suberosum* ; elle s'en distingue en particulier par la longueur des étamines (dépassant nettement la gorge chez *P. suberosum*), par la pubescence réduite des feuilles et des calices, et surtout par ses fruits à ornementation plus fine, dépourvus de crêtes longitudinales aliformes bien individualisées.

Matériel étudié : *MacKee 25004*, Pouembout, 30 m, 16.II.1972, fl. ♂ (P, NOU) ; *25008*, type.

Pittosporum microdon Veillon & Tirel, *sp. nov.* — Fig. 2, *1-8*.

Arbuscula vel rarioriter arbor usque ad 15 m alta. Folia petiolo saepe in laminae basi misto interdum 1-3,5 cm longo, lamina 4-15 cm longa, 1,5-4,5 cm lata, oblanceolato-obovata basi attenuata anguste decurrentique apice acuto vel obtuso apiculatoque, papyraceo-subcoriacea, statu adulto glabra.

Planta probabiliter gynodioecia. Inflorescentiae terminales in medio foliorum pseudo-verticillis ; glomeruli vel fasciculi contracti interdum umbellae subsessiles, 5-30(-40) floribus, bracteis subulatis ca. 5 mm longis pubescentibus ; flores albi pedicellati, sepalis liberis vel breve ad basim connatis ovatis 4-6 mm longis ± pubescentibus, corolla hypocrateriformi tubo gamopetalo. Flores ♂ (vel ♂) pedicello 5-10 mm longo, corollae tubo 8-11 mm longo superne ad 4 mm diametro lobis[+] *ovato-triangulatis basi subcordatis imbricatisque 5-7 mm longis, staminibus grandibus tubo leviter brevioribus, pistillo 9-10 mm longo. Flores ♀ pedicello 2-5 mm longo, corollae tubo urceolato ca. 8 mm longo, staminibus parvis ca. 3 mm longis, pistillo 7,5 mm longo stigmate capitato.*

Fructus dense glomerulati vel breve umbellati 0,8-3 cm longi, valvis 2(3) dentibus numerosis 2-4 mm longis vestitis.

A P. verrucoso *corollae tubo latiori et lobis longioribus, fructuum valvis sine crista longitudinali, foliis obovatis differt.*

Type : *Balansa 2751*, Nouvelle-Calédonie, Mt. Comboui (Dent de St. Vincent), 1200 m, fr., avr. 1870 (holo-, iso-, P).

Arbuste de 2-5 m, rarement arbre élancé de 6-15 m. Ecorce des rameaux beige grisâtre, presque lisse. Plante glabre sauf sur les jeunes pousses et les extrémités florifères garnies de poils beige assez longs, ± denses. Feuilles en pseudo-verticilles denses et assez espacés ; pétiole se confondant souvent avec la base du limbe, long de 1-3,5 cm, d'abord pubescent puis glabre ; limbe de 4-15 × 1,5-4,5 cm, oblancéolé-obové, à base atténuée et étroitement décurrente, à sommet aigu ou obtus et assez brusquement acuminé ou apiculé, sur le frais vert foncé au-dessus, plus clair en dessous, brillant des deux côtés, sur le sec brun ou décoloré et mat, papyracé à subcoriace, généralement glabre au stade adulte. Nervation visible à la face inférieure ; 8-12 paires de fines nervures latérales ; arches d'anastomose et nervilles souvent distinctes sur le sec.

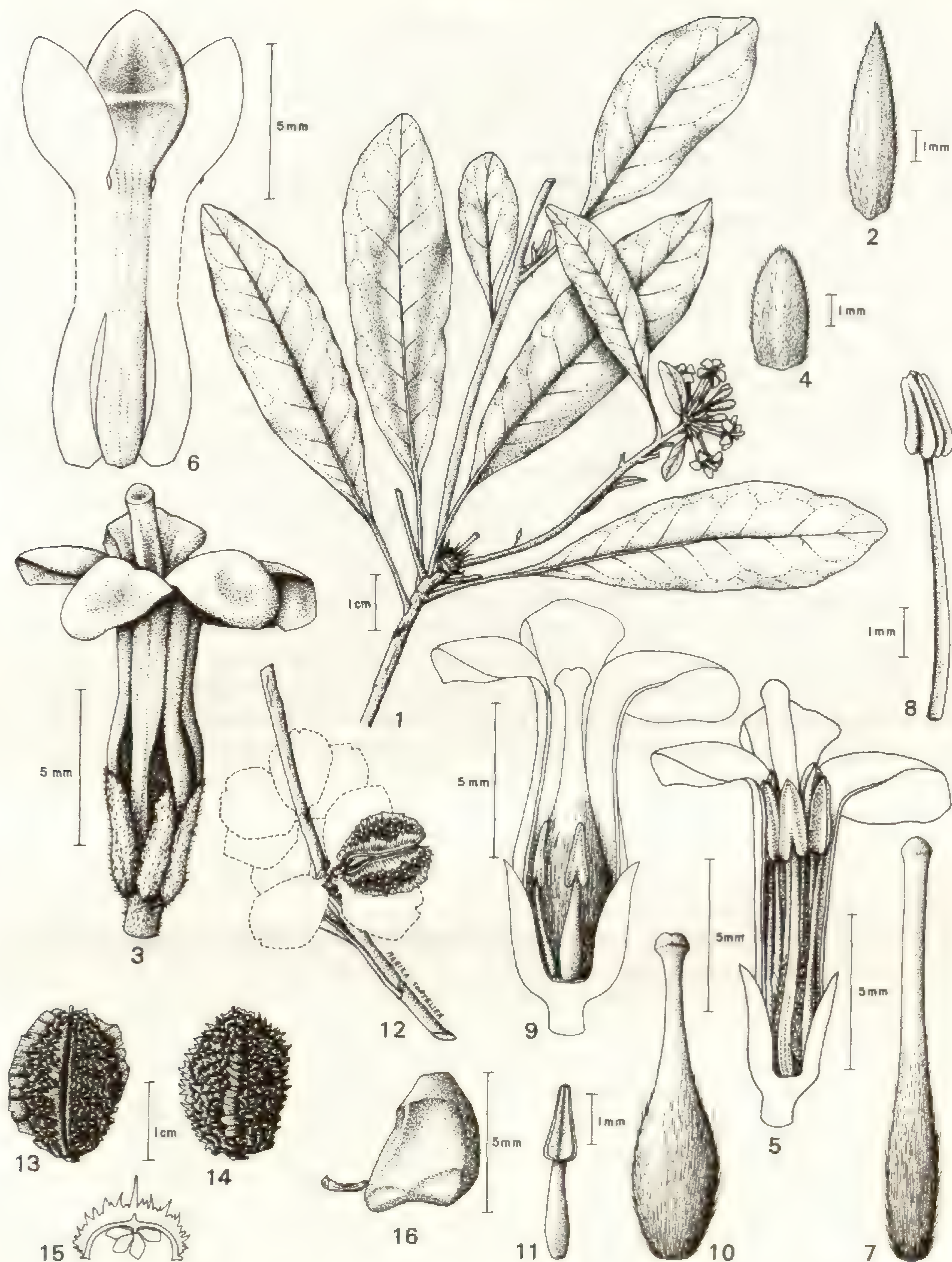


Fig. 1. — **Pittosporum brevispinum** Veillon & Tirel : **1**, rameau florifère ; **2**, bractée ; **3**, fleur ♂ ; **4**, sépale, vue dorsale ; **5**, fleur ♂ à périanthe partiellement enlevé ; **6**, portion de corolle ; **7**, pistil de fleur ♂ ; **8**, grande étamine ; **9**, fleur ♀ à périanthe partiellement enlevé ; 10, pistil de fleur ♀ ; **11** , petite étamine ; **12**, fruit en place ; **13**, capsule vue de profil avec la fente de déhiscence ; **14**, capsule, valve de face ; **15**, valve en coupe transversale avec ovules en placentation pariétale ; **16**, graine. (1-8, *MacKee 25004* ; 9-16, *MacKee 25008*).

Inflorescences terminales au milieu des feuilles de la dernière touffe foliaire ; glomérules ou fascicules contractés, parfois ombelles subsessiles, comprenant 5-30(-50) fleurs blanches à tube gamopétale, odorantes, le plus souvent distinctement pédicellées ; bractées à la base des pédicelles (sur ces derniers parfois une bractéole), subulées, longues de 5 mm env., pubescentes ; boutons atténués dans la partie supérieure. Fleurs à grandes étamines et fleurs à petites étamines observées sur des individus différents. Fleurs ⚥ (ou fonctionnellement ♂) à pédicelle de 5-10 mm, finement pubescent ; calice à sépales libres ou très brièvement soudés à la base, ovés, de 4-6 mm, souvent inégaux dans la même fleur, extérieurement à pubescence d'abord dense, disparaissant ensuite dans la moitié inférieure ; corolle hypocratériforme, à tube de 8-11 mm, relativement large et atteignant 4 mm de diamètre, à lobes ovés-triangulaires, subcordés et imbriqués à la base, relativement grands, de 5-7 mm de longueur sur 5 mm de largeur inférieure ; étamines un peu moins longues que le tube, à filets de 5-9 mm, à anthères oblongues de 2,2-3 mm ; pistil subcylindrique, long de 9-10 mm, n'atteignant pas ou dépassant un peu la gorge, soyeux au niveau de l'ovaire, à stigmate non élargi. Fleurs fonctionnellement ♀ à pédicelle de 2-5 mm ; calice de 5 mm env. ; corolle à tube de 8 mm, urcéolé avec, à la maturation de l'ovaire, 5 fentes basales ne se prolongeant pas vers le haut (corolle souvent encore présente au sommet des fruits) ; étamines atrophiées, de 3 mm env. ; pistil de 7,5 mm, à ovaire renflé, soyeux, à stigmate capité, arrivant presque à la gorge.

Fruits en denses fascicules contractés ou ombelles subsessiles, au milieu des feuilles ; pédicelles épaissis, longs de 5-10 mm ; capsules globuleuses ou ellipsoïdes, de 0,8-1,5 × 0,5-1,2 cm, atteignant parfois 3 × 2,4 cm, à style persistant même après la déhiscence, vertes à brun pourpre ; 2(3) valves d'abord bombées, plates à l'ouverture complète, sans crête médiane individualisée mais hérissées de nombreuses pointes et courtes crêtes dentées, hautes de 2-4 mm, couvertes d'un tomentum brun. Graines 40 env., longues de 5 mm env., fortement comprimées, à testa orange sur le frais.

L'aire de *P. microdon* s'étend à toute la Grande-Terre. Cette espèce se rencontre fréquemment en forêt dense humide, entre 700 et 1500 m d'altitude, en général sur péridotites, quelquefois sur schistes (Ignambi).

Les fleurs ont été récoltées en juin-juillet ; la maturation des fruits se poursuit tout au long de l'année. Les graines seraient consommées par les perruches.

Les feuilles de cette espèce rappellent par la forme celles de *P. echinatum*, mais elles sont plus fines, plus grandes et généralement plus acuminées. *P. microdon* semble proche de *P. verrucosum* dont il se distingue en particulier par la forme de ses feuilles (plutôt elliptiques chez *P. verrucosum*), à réseau de nervilles plus lâche et à pétiole moins bien individualisé, ainsi que par ses fleurs à tube de la corolle relativement large et à lobes proportionnellement plus grands. La fréquence de ces deux espèces diffère suivant l'altitude et la nature du terrain.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Balansa 2751*, type ; *Bernardi 9544*, Mé Maoya, 1100-1200 m, fl. ♀ et fr., 11.VII.1965 (NOU, P, Z) ; *Jaffré & Rigault 3109*, Mt. Ninga, 900 m, fl. ⚥, 1.VII.1991 (NOU, P) ; *Hürlimann 1371*, Massif du sud, Sommet To, bout., 10.V.1951 (P, Z) ; *1924*, haut Diahot, Mt. Ignambi, fr., 5.IX.1951 (P, Z) ; *Le Rat 3*, Dent de St. Vincent, fr., 1445 m (P) ; *MacKee 5349*, Mt. Ignambi, entre Gomen et Oubatche, 800-1000 m, fr., 1.X.1956 (P) ; *21534*, Mé Maoya, contrefort sud du Djiaouma, 1100-1200 m, fr., 11.II.1970 (NOU, P) ; *21817*, *ibid.*, Mine Emma, 1450 m, fr., 23.IV.1970 (NOU, P) ; *23694*, *ibid.*, bout., 6.V.1971 (NOU, P) ; *23696*, *id.*, fr. (NOU, P) ; *31479*, Mt. Ninga, 1300 m, fl. ⚥, 6.VII.1976 (NOU, P) ; *Morat 7570*, Mt. Ninga, 1000 m, fr., 9.XI.1983 (NOU, P) ; *7596*, Pic Comboui,



Fig. 2. — **Pittosporum microdon** Veillon & Tirel : **1**, extrémité florifère ; **2**, bouton ; **3**, fleur ⚥ ; **4**, fleur ⚥ à corolle partiellement enlevée ; **5**, fleur ♀ à corolle partiellement enlevée ; **6**, jeune infrutescence avec restes de corolle ; **7**, capsules mûres et feuilles allongées. (1, *Jaffré & Rigault 3109* ; 2-4, *MacKee 31479* ; 5, *Veillon 5631* ; 6, *Hürlimann 1924* ; 7, *MacKee 21817*). — **P. echinatum** Brongn. & Gris : **8**, extrémité florifère à petites feuilles ; **9**, bouton ; **10**, fleur ⚥ ; **11**, fleur ♀ à corolle déchirée et ovaire supprimé ; **12**, extrémité fructifère ; **13**, capsule. (8, *Veillon 354* ; 9, *McMillan 5060 a* ; 10, *MacKee 35445* ; 11, *MacKee 19721* ; 12, *MacKee 25964* ; 13, *MacKee 28941*).

1100 m, fr., 28.XI.1983 (NOU, P) ; *Schmid 5304*, Mt. Ninga, fl. ⚥, 18.VI.1975 (P) ; *Veillon 2637*, Mt. Ninga, 1000 m, bout., 8.VI.1972 (NOU, P) ; *2836*, Mt. Humboldt, 1250 m, fl. ⚥, avr. 1973 (P) ; *5631*, Mt. Ninga, 1100 m, fr., 8.XI.1983 (NOU, P) ; *5666*, Pic Comboui, 1100 m, fr., 28.XI.1983 (NOU, P) ; *7602*, leg. *Dagostini*, Mt. Ninga, 900 m, fr., 2.III.1993 (NOU, P) ; *7702*, Mt. Humboldt, 1250 m, fr., 9.VI.1993 (NOU, P) ; *7711*, Mt. Ninga, versant nord-est, 1000 m, fl. ⚥ (NOU, P) ; *7712*, *id.*, fr. (NOU, P).

Pittosporum verrucosum Veillon & Tirel, *sp. nov.* — Fig. 3.

Frutex basi pauciramosus vel arbor gracilis usque ad 8 m alta. Folia petiolo bene distincto 1,5-4,5 cm longo, lamina 7-15 cm longa, 2-4 (-6) cm lata, elliptica interdum leviter obovata basi angusto-decurrenti apice generaliter acuto-acuminato interdum obtuso apiculatoque, papyracea, pagina infera primum dense pubescenti postea glabrescenti.

Planta probabiliter dioecia vel gynodioecia. Inflorescentiae terminales in medio foliorum pseudo-verticillis ; fasciculi contracti vel umbellae subsessiles 10-40 floribus, bracteis subulatis pedicellos aequantibus vel longioribus ; flores albi pedicello 5-15 mm longo, corolla hypocrateriformi tubo gamopetalo. Flores ♂ (vel ⚥) sepalis liberis lanceolatis, corollae tubo 9-13 mm longo lobis 5-5,5 cm longis ad basim subcordatis imbricatisque, staminibus grandibus tubum aequantibus vel brevioribus, pistillo 11-13,5 mm longo. Flores ♀ similares ♂ numero calyce et corolla, staminibus parvis 3-4 mm longis, pistillo tubum aequanti.

Fructus breve fasciculati vel umbellati saepe densissimi 1-1,5 cm longi, valvis 2 verrucosis utrisque crista longitudinali ± rotundata instructis.

A P. microdone *fructus valvis crista longitudinali et sculpturis minoribus instructis, foliis ellipticis differt.*

TYPE : *MacKee 12885*, Nouvelle-Calédonie, haute Kouaoua, pente sud du Mé Broumoiri, 600 m, fl. ♂, 1.VII.1965 (holo-, P ; iso-, NOU, P).

Arbuste, parfois un peu rameux à la base, ou arbre grêle atteignant 8 m. Ecorce des rameaux beige grisâtre, presque lisse. Indument roux, parfois très dense sur les extrémités feuillées et florifères, se retrouvant sur les pétioles, les pédicelles, les bractées et les calices. Feuilles en pseudo-verticilles assez espacés ; pétiole mince, bien individualisé, long de 1,5-4,5 cm ; limbe de 7-15 × 2-4(-6) cm, elliptique, parfois un peu obové, à base aiguë à un peu décurrente, à sommet généralement aigu à un peu acuminé, plus rarement obtus et apiculé, sur le frais vert foncé brillant dessus, plus clair et généralement brillant dessous, sur le sec à faces presque concolores et mates, papyracé, rarement subcoriace, à face supérieure glabre ou encore garnie de poils laineux roux le long de la nervure médiane, à face inférieure d'abord à revêtement très dense puis glabrescente, les poils laineux persistant plus longtemps vers la nervure médiane ; feuilles juvéniles profondément lobées, les lobes étant eux-mêmes souvent dentés. Nervation fine, généralement visible à la face inférieure, au moins sur le sec ; 8-15 paires de nervures latérales ; réseau de nervilles fin et dense.

Inflorescences terminales, au milieu des feuilles de la dernière touffe foliaire, parfois aussi dans les précédentes ; fascicules contractés ou ombelles subsessiles, comprenant 10-40 fleurs blanches, à tube gamopétale, très parfumées, distinctement pédicellées ; bractées groupées à la base des pédicelles, subulées, aussi longues que les pédicelles ou les dépassant ; boutons atténués dans la partie supérieure. Fleurs à grandes étamines et fleurs à petites étamines observées sur des individus différents. Fleurs fonctionnellement ♂ (ou ⚥) à pédicelle de 5-15 mm, tomenteux ; calice à sépales libres, triangulaires-lancéolés, de 4,5-8 mm, souvent inégaux dans la même fleur, extérieurement ± tomenteux, bruns ; corolle hypocratériforme, à tube relativement long, de 9-13 mm, à lobes ovés-oblongs, subcordés et imbriqués à la base,



Fig. 3. — **Pittosporum verrucosum** Veillon & Tirel : **1**, rameau florifère ; **2**, bractée ; **3**, fleur ♂ ; **4**, sépale, vue dorsale ; **5**, portion de corolle correspondant à 1 pétale ; **6**, pistil de fleur ♂ ; **7**, grande étamine ; **8**, fleur ♂ en coupe longitudinale ; **9**, pistil de fleur ♀ ; **10**, petite étamine ; **11**, fleur ♀ à corolle partiellement enlevée ; **12**, capsule vue de profil avec fente de déhiscence ; **13**, capsule, valve de face ; **14**, graine ; **15**, forme juvénile. (1-8, *MacKee 12885* ; 9-11, *MacKee 39447* ; 12-14, *McPherson 5722* ; 15, *MacKee 12835*).

longs de 5-5,5 mm ; étamines arrivant presque au niveau de la gorge ou un peu plus courtes que le tube, à filets de 6,5-8,5 mm, à anthères oblongues, de 2,5-3 mm ; pistil élancé, dépassant la gorge, long de 11-13,5 mm, soyeux sur les 2/3, à stigmate non élargi. Fleurs fonctionnellement ♀ à pédicelle, calice, corolle comme dans les fleurs ♂ ; étamines atrophiées, de 3-4 mm ; pistil à stigmate capité arrivant au niveau de la gorge, soyeux sur les 2/3 inférieurs.

Fruits en fascicules ± contractés ou ombelles subsessiles, souvent très denses, au milieu des feuilles ; capsules globuleuses-ovoïdes, relativement petites, de 1-1,5 × 1 cm, à style persistant longtemps, brunes à rouge sombre, à tomentum d'abord très dense ; 2 valves bombées, chacune garnies de verrues ± accentuées, alignées sur la ligne médiane en un gros bourrelet ou crête épaisse atteignant 4 mm de hauteur. Graines 24 env., longues de 5 mm env., fortement comprimées, brun rouge sur le sec.

P. verrucosum est répandu dans le centre de la Grande-Terre ; on le trouve surtout dans les forêts humides des massifs schisteux, plus rarement en terrain serpentineux, entre (100-)400 et 900 m d'altitude.

La floraison a été constatée de juin à août, avec un maximum en juillet ; la maturation des fruits se poursuit tout au long de l'année, jusqu'à l'apparition des nouvelles fleurs.

Lorsque les fruits sont très jeunes, on peut hésiter entre *P. microdon* et *P. verrucosum* ; mais chez ce dernier, les nombreuses capsules qui arrivent à maturité sont plus petites et la ligne médiane des valves est bien marquée par un bourrelet ou une crête longitudinale. Les feuilles de *P. verrucosum* ressemblent surtout à celles de *P. poueboense* ; par contre, les caractères des fruits et des fleurs sont bien distincts.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Balansa 2491*, Canala, 900 m, fr., 20.XI.1869 (P) ; *Bernardi 9599*, Col d'Amieu, 400-500 m, fl. ♂, 12.VII.1965 (P, Z) ; *Guillaumin & Baumann 8702*, s.loc., j.fr. (P) ; *8975*, Mé Amméri, 700 m, feuilles juv., 29.XI.1950 (P, Z) ; *10433, 10436*, Mé Aoui, 500 m, fr., 8.II.1951 (P, Z) ; *Le Rat 72*, Col d'Amieu, fl. ♀, juill.1909 (P) ; *MacKee 9871*, Col des Roussettes, 500 m, fr., 27.XII.1962 (P) ; *12640*, Col d'Amieu, Mé Ongué, 500 m, fr., 20.V.1965 (P) ; *12834*, crête entre haute Kouaoua et haute Boghen, 700 m, fl. ♂ , 30.VI.1965 (NOU, P) ; *12835*, *id.*, feuilles juv. (NOU, P) ; *12885*, type ; *15932*, Col d'Amieu, Mé Ongué, 600-700 m, fr., 12.XI.1966 (P) ; *21374*, Farino, forêt Mépéou, 400-500 m, fr., 25.XII.1969 (NOU, P) ; *22924*, contrefort sud Table Unio, 600-800 m, fr., 14.XI.1970 (NOU, P) ; *33139*, Col d'Amieu, Mé Ongué, 650 m, fr., 12.V.1977 (P) ; *38872*, Col des Roussettes, 500 m, fr., 23.III.1981 (P) ; *39239*, *leg. Cherrier*, Bourail, Téné, 100 m, fl. ♀, 19.VI.1981 (P) ; *39447*, Katrikoin, 500 m, fl. ♀, 7.VIII.1981 (NOU, P) ; *40956*, Col des Roussettes, Porosi, 600 m, j.fr., 19.X.1982 (P) ; *41312*, Mé Aoui, 700 m, fr., 21.III.1983 (NOU, P) ; *43619*, *leg. Boulet*, La Foa, Ruisseau froid, 600 m, fl. ♀ et v. fr., 28.VII.1987 (P) ; *45019*, *leg. Cherrier*, *ibid.*, bout., 27.VII.1990 (P) ; *McPherson 5071*, Col d'Amieu, Mt. Rembai, 600 m, fr., 6.XI.1982 (MO, P) ; *5722*, *ibid.*, fr., 6.VI.1983 (MO, NOU, P) ; *6407*, Cascade de Ciu, 650 m, fr., 14.III.1984 (MO, P) ; *6539*, Col d'Amieu, Mt. Rembai, 650-850 m, fr., 9.V.1984 (MO, P) ; *Schmid 2621*, Table Unio, sommet, fr., 17.VII.1968 (P) ; *Veillon 3938*, Mt. Nakada, 750 m, fr., juin 1979 (P) ; *6705*, Table Unio, versant sud-ouest, 600 m, fr., 22.III.1988 (NOU) ; *7653*, Col d'Amieu, 400 m, fr., 15.IV.1993 (NOU, P).

Pittosporum muricatum Tirel & Veillon, *sp. nov.* — Fig. 4, *1-9*.

Arbuscula 2-5 m alta. Folia petiolo bene distincto 2-6 cm longo, lamina 20-32 cm longa, 7-11 cm lata, elliptico-oblonga basi angusta apice acuto vel obtuso apiculatoque, papyraceo-subcoriacea leviter bullata undulataque, pagina infera pubescentia rufa ± persistente induta.
Planta probabiliter dioecia vel gynodioecia. Inflorescentiae in parte defoliata ramulorum vel terminales sive subterminales, in medio foliorum pseudo-verticillis ; glomeruli densissimi bracteis subulatis ca. 5 mm longis tomentosis ; flores albi subsessiles, corolla hypocrateriformi. Flores ♂ (vel ⚥) sepalis liberis ovato-oblongis

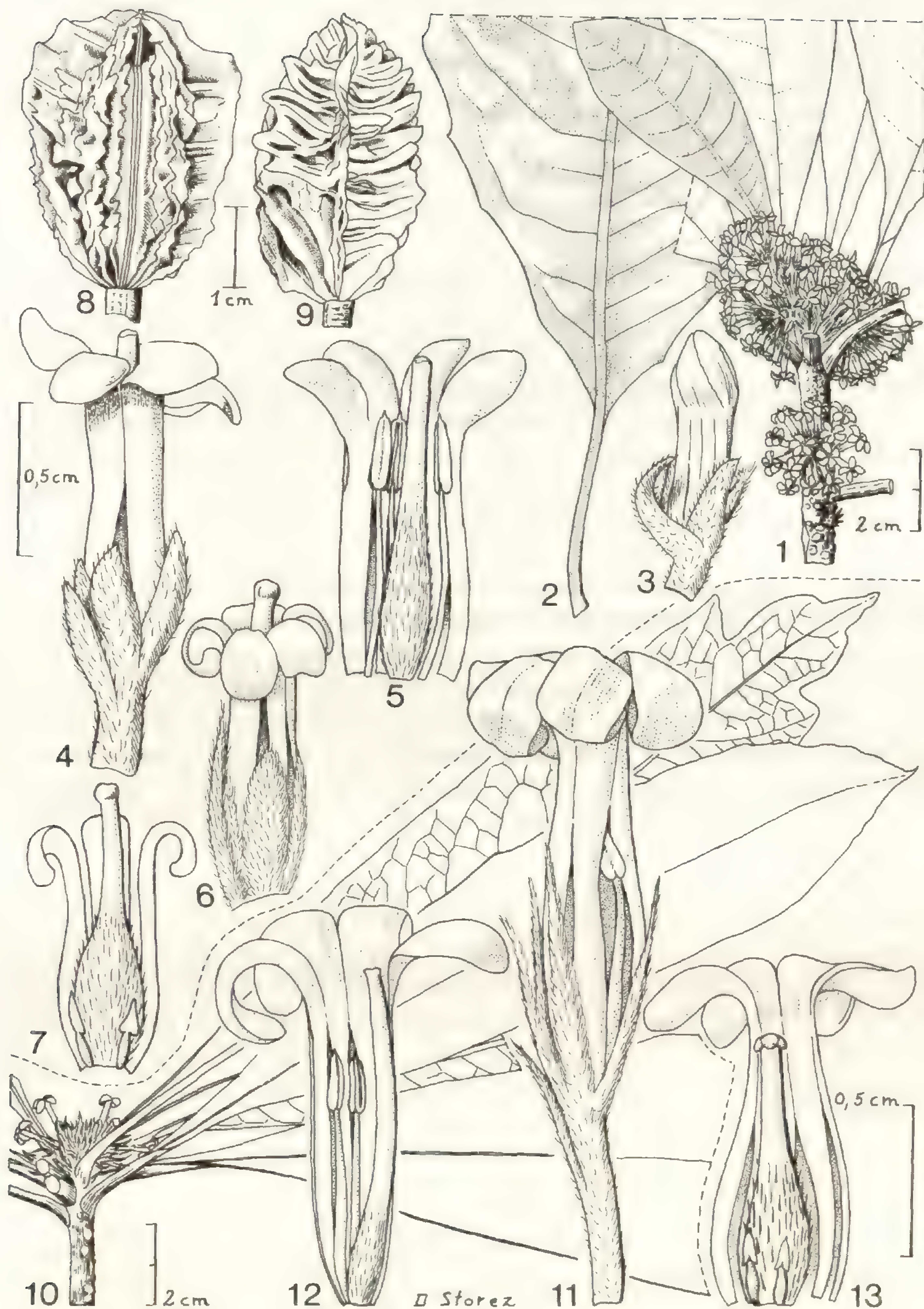


Fig. 4. — **Pittosporum muricatum** Tirel & Veillon : **1**, rameau florifère ; **2**, base du limbe ; **3**, bouton ; **4**, fleur ♂ ; **5**, fleur ♂ à corolle partiellement enlevée ; **6**, fleur ♀ ; **7**, fleur ♀ à 2 pétales enlevés ; **8**, capsule vue de profil avec fente de déhiscence ; **9**, capsule, valve de face. (1, 3-5, *Veillon 2258* ; 2, 6, 7, *MacKee 39249* ; 8, 9, *Veillon 615*).— **P. leratii** Guillaumin : **10**, extrémité florifère ; **11**, fleur ♂ ; **12**, fleur ♂ à corolle partiellement enlevée ; **13**, fleur ♀ à corolle partiellement enlevée. (10, *McPherson 3858* ; 11, 12, *MacKee 35280* ; **13**, *Veillon 1215*).

3-4 mm longis pubescentia densa rufa indutis, corollae tubo ca. 8 mm longo petalis dimidio superiore tubi coherenti-connatis lobis ovatis 3-4 mm longis, staminibus grandibus tubum aequantibus vel eo longioribus, pistillo ca. 10 mm longo. Flores ♀ sepalis liberis vel ad basim connatis, corolla ca. 10 mm longa petalis dimidio superiore tubi primum coherentibus ad finem anthesis liberis, staminibus parvis 2-3,5 mm longis, pistillo inflato ca. 8 mm longo.

Fructus subsessiles, congesti, ramulini vel terminales 3-3,5 cm longis, valvis 2 acutis tuberculatis vestitis et utrisque crista longitudinali aliformi instructis.

A P. leratii *foliis basi cuneatis longe petiolatis, floribus sepalis brevioribus et staminibus magnis longioribus differt.*

TYPE : *Veillon 2258*, Nouvelle-Calédonie, Les Dalmates, fl. ♂, mai 1971 (holo-, P ; iso-, NOU).

Arbuste pseudo-monocaule ou peu ramifié de 2-5 m. Ecorce des rameaux gris beige. Feutrage de poils laineux roux sur les extrémités et les jeunes pousses. Feuilles en pseudo-verticilles peu fournis, bien espacés ; pétiole bien individualisé, long de 2-6 cm ; limbe de 20-32 × 7-11 cm, elliptique-oblong, relativement large dans la moitié inférieure, parfois vaguement lobé-denté, à base aiguë, à sommet aigu ou obtus et apiculé, sur le frais vert foncé et brillant au-dessus, plus clair en dessous, sur le sec à faces concolores et mates, papyracé à subcoriace, un peu gaufré et gondolé, glabrescent à la face supérieure, à pilosité ± persistante à la face inférieure et sur le pétiole. Nervure médiane très saillante en dessous, un peu au-dessus ; nervures latérales 10-12 paires, fines mais bien nettes surtout à la face inférieure ; réseau de nervilles et arches d'anastomoses souvent visibles, au moins sur le sec.

Inflorescences dans la partie défeuillée des rameaux et/ou terminales et subterminales au milieu des feuilles de la dernière touffe (parfois aussi dans la précédente) ; bourgeons florifères groupés en glomérules très denses, chaque bourgeon donnant lui-même plusieurs fleurs ; bractées subulées, longues de 5 mm env., tomenteuses ; boutons à sommet obtus ; fleurs subsessiles (pédicelle ne dépassant pas 3 mm), odorantes, à calice brun ou rouge foncé et corolle blanc crème, à pétales connivents ou soudés dans la partie supérieure du tube. Fleurs à grandes étamines et fleurs à petites étamines observées sur des individus différents. Fleurs fonctionnellement ♂ (ou ⚥) à sépales libres, ovés-oblongs, relativement courts, de 3-4 mm, extérieurement à dense pilosité rousse ; corolle hypocratériforme, à tube de 8 mm env. aux pétales accolés-soudés dans la moitié supérieure, à lobes ovés, de 3-4 mm ; étamines arrivant au niveau de la gorge ou, plus souvent, la dépassant, à filets de 6-7 mm, à anthères oblongues, de 2,5 mm env. ; pistil subcylindrique (de 1 mm d'épaisseur vers le haut), long de 10 mm env. et dépassant nettement la gorge, velu soyeux dans la moitié inférieure, à stigmate tronqué. Fleurs fonctionnellement ♀ un peu plus petites ; sépales libres ou un peu soudés à la base, souvent inégaux ; corolle longue de 10 mm env., à tube relativement large aux pétales connivents, se séparant sur toute leur longueur en fin de floraison ; étamines atrophiées de 2-3,5 mm ; pistil de 8 mm env., à ovaire renflé, velu, à stigmate dilaté.

Fruits sessiles à brièvement pédonculés, en amas serrés dans les feuilles et le long des rameaux ; capsules ellipsoïdes, longues de 3-3,5 cm, à surface fortement muriquée et couverte d'un feutrage brun ; 2 valves épaisses, pourvues chacune d'une crête médiane dentée, aliforme, atteignant 5-7 mm de largeur dans la moitié supérieure, et de gros tubercules pointus, ± unis à la base. Graines 30 env., longues de 6 mm env., fortement comprimées, brun rouge sur le sec.

P. muricatum paraît localisé dans deux secteurs du sud de la Grande-Terre : Col de Mouirange-Dalmates et Port Boisé. On le trouve dans les restes de forêt dense, en terrain ultrabasique, entre 40 et 200 m d'altitude.

La floraison a été observée de mai à juillet ; la maturation des fruits se poursuit tout au long de l'année.

Cette espèce est très voisine de *P. leratii* et s'en distingue en particulier par ses feuilles à base aiguë (décurrente chez *P. leratii*) et plus larges dans la moitié inférieure, à pétiole bien individualisé et relativement long, par ses fleurs à calice plutôt court (atteignant 7 mm chez *P. leratii*) et à grandes étamines plus longues (sortant souvent par les fentes du tube chez *P. leratii*). Les fruits des deux espèces sont très semblables.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Hürlimann 784*, Mt. Natégou, 200 m, 29.I.1951 (P, Z) ; *MacKee 4935*, Col des Dalmates, 21.VII.1956 (P) ; *39249*, *ibid.*, 150 m, fl. ♀, 24.VI. 1981 (NOU, P) ; *McPherson 2326*, Col de Mouirange, fr., 18.I.1980 (NOU) ; *Pusset 42*, Port-Boisé, bout., 8.VI.1977 (NOU) ; *Sévenet & Pusset 1292*, Port Boisé, fl. ⚦ , 5.VII.1977 (NOU) ; *1302*, *ibid.*, fl. ⚦ , 6.VII.1977 (NOU) ; *Suprin 2009*, Col des Dalmates, fr., 26.VI.1982 (NOU, P) ; *Veillon 615*, Col de Mouirange, 200 m, fr., 4.II.1966 (NOU, P) ; *2258*, type ; *3237*, Port Boisé, bout., 6.VII.1977 (NOU, P).

Pittosporum aliferum Tirel & Veillon, *sp. nov.* — Fig. 5, *1-4*.

Arbuscula 2-4 m alta. Folia petiolo 1-4 cm longo, lamina 12-20 cm longa, 3-5 cm lata, obovata vel anguste elliptica basi attenuati decurrenti apice generaliter acuto-acuminato, subcoriacea, utraque pagina statu adulto glabra.

Inflorescentiae terminales in medio foliorum pseudo-verticillis, glomerulatae ca. 10 floribus, bracteis subulatis 5-10 mm longis pileis longis rufis indutis. Flores ⚥ albi sessiles, sepalis liberis anguste lanceolatis 5-6 mm longis pileis rufis instructis, corolla hypocrateriformi tubo gamopetalo 8-10 mm longo lobis ovatis ca. 3,5 mm longis, staminibus grandibus tubo leviter brevioribus et corolla adherentibus, pistillo tubo longioribus.

Fructus glomerulati, 1-2 cm longi (immaturi), valvis 2 complanatis parvis tuberculatis ad lineam vestitis et utrisque ala longitudinali 5-6 mm lata instructis.

A P. ornato *staminibus corolla adherentibus, foliis apice acuminatis differt.*

TYPE : *Veillon 6951*, Nouvelle-Calédonie, Poya, Mine Saint Louis, 100 m, végétation paraforestière de thalweg, fr., 10.X.1988 (holo-, P ; iso-, NOU).

Arbuste élancé de 2-4 m. Ecorce des rameaux gris beige, presque lisse. Extrémités très jeunes garnies de poils roux, apprimés. Feuilles en pseudo-verticilles peu fournis et espacés ; pétiole plutôt trapu, long de 1-4 cm ; limbe de 12-20 × 3-5 cm, obové à étroitement elliptique, à base atténuée-décurrente, à sommet généralement aigu à acuminé, parfois obtus, sur le frais à faces concolores ou l'inférieure légèrement plus claire, sur le sec brunissant ou décoloré, subcoriace, plan, d'abord garni de quelques poils beige argenté en dessous puis glabre des deux côtés. Nervure médiane saillante en dessous ; nervures latérales 10-14 paires, assez espacées, non ou à peine distinctes à la face supérieure, fines et peu visibles à la face inférieure ; arches d'anastomose parfois distinctes, à plusieurs millimètres de la marge.

Inflorescences terminales au milieu des feuilles, en glomérules d'une dizaine de fleurs à corolle blanche et tube gamopétale, sessiles ; bractées subulées, de 0,5-1 cm, garnies de longs poils roux ; boutons arrondis au sommet. Fleurs ⚥ (seules connues et peut-être type floral unique) à calice cachant la moitié du tube de la corolle, à sépales libres, étroitement lancéolés, longs de 5-6 mm, extérieurement garnis de longs poils roux ; corolle à tube long de 8-10 mm, à lobes ovés, relativement courts (3,5 mm), ovés et nettement imbriqués dans la partie inférieure ; étamines n'arrivant pas au niveau de la gorge, à filets de 6 mm env., adhérant à la

corolle sur toute leur longueur, à anthères oblongues de 2,2 mm ; pistil élancé à stigmate non dilaté, dépassant nettement la gorge.

Fruits sessiles, en glomérules au milieu des feuilles ; capsules longues de 1-2 cm (immatures), aplaties, à long style persistant longtemps ; 2 valves pourvues chacune d'une aile médiane bien développée, de 5-6 mm de largeur, à peine ondulée et de petits tubercules alignés en courtes crêtes longitudinales, couvertes d'un tomentum brun-beige. Graines mûres non vues.

P. aliferum paraît localisé sur le massif ultrabasique du Boulinda ; il a été trouvé en forêt humide et dans la végétation paraforestière de thalweg, entre 100 et 800 m d'altitude.

Les fleurs ont été récoltées en mai ; la maturation des fruits semble se poursuivre tout au long de l'année (encore jeunes en décembre).

Cette espèce rappelle *P. ornatum* dont elle se distingue en particulier par ses fleurs à étamines adhérant à la corolle et par ses feuilles à sommet acuminé.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *McPherson 2688*, Massif du Boulinda, sous le Pic Poya, 800 m, fl., 22.V.1980 (MO, P) ; *Veillon 1274*, Massif du Boulinda, 450 m, j. fr., 27.VII.1967 (NOU, P) ; *2227*, *ibid.*, 800 m, fr., 9.XII.1970 (NOU, P) ; *6951*, type.

Pittosporum ornatum Tirel & Veillon, *sp. nov.* — Fig. 5, *5-10*.

Arbuscula 1-3 m alta. Folia petiolo 1,5-3 cm longo, lamina 10-30 cm longa, 3-8 cm lata, elliptica vel anguste obovato-oblonga basi angusta apice obtuso apiculatoque, ± coriacea, inferne pileis rufis ± densis instructa.

Planta monoecia vel gynomonoecia vel polygama. Inflorescentiae terminales in medio foliorum pseudo-verticillis, glomerulatae ca. 12 floribus, bracteis anguste triangularibus 4-9 mm longis tomento rufo ; flores dilute flavi vel albi, subsessiles, sepalis basi connatis anguste triangularibus 4-5 mm longis tomento rufo, corolla hypocrateriformi tubo gamopetalo. Flores ♂ (vel ⚥) corollae tubo 9-11,5 mm longo, lobis cordiformibus imbricatisque ca. 3 mm longis, staminibus grandibus tubo leviter brevioribus, pistillo 12-13 mm longo. Flores ♀ saepe in iisdem glomerulis, corollae tubo ca. 8 mm longo, lobis 3-4 mm longis, staminibus parvis 3-3,5 mm longis, pistillo tubum aequanti vel longiori. Flores intermedii immixti staminibus 3-7 mm longis.

Fructus sessiles ad ramulorum extremitates dispositi usque ad 3 cm longi, valvis 2 tuberculis acutis vestitis et utrisque ala longitudinali undulata usque ad 5 mm lata instructis.

A P. collino *glomerulis minus floriferis, floribus ♂ et ♀ et intermediis immixtis, pileis rufis bracteas et fructus interdum foliorum paginam inferam tegentibus differt.*

TYPE : *MacKee 44425*, Nouvelle-Calédonie, Bourail, Téné, 250 m, forêt basse, terrain serpentineux rocheux, 13.VI.1989 (holo-, P, fl. ♀ ; iso-, NOU, P, fr.).

Arbuste de 1-3 m. Ecorce des rameaux gris beige, presque lisse. Revêtement de longs poils roux sur les jeunes rameaux, les pétioles et les jeunes feuilles. Présence d'étroites cataphylles le long des rameaux. Feuilles en pseudo-verticilles ± fournis et bien espacés ; pétiole assez mince ou trapu, de 1,5-3,5 cm ; limbe de 10-30 × 3-8 cm, elliptique à étroitement obové-oblong, à base aiguë, à sommet obtus ou arrondi et apiculé, sur le frais brillant, vert foncé au-dessus, plus clair en dessous, sur le sec brunissant ou décoloré, ± coriace, plan, d'abord garni de poils roux ± denses à la face inférieure, puis glabrescent des deux côtés. Nervure médiane très saillante en dessous ; nervures latérales 15-20 paires, plutôt serrées, non visibles à la face supérieure, fines et discrètes à la face inférieure ; arches d'anastomoses presque indistinctes.



Fig. 5. — **Pittosporum aliferum** Tirel & Veillon : **1**, extrémité florifère ; **2**, fleur ⚥ ; **3**, étamines et corolle, vue partielle et interne ; **4**, capsule. (1-3, *McPherson 2688* ; 4, *Veillon 6951*). — **P. ornatum** Tirel & Veillon : **5**, rameau fructifère ; **6**, fleur ♂ ; **7**, fleur ♂ à corolle partiellement enlevée ; **8**, fleur ♀ ; **9**, pistil fertile et petites étamines ; **10**, fleur à étamines intermédiaires. (*MacKee 44425*).

Inflorescences terminales dans les feuilles de la dernière touffe foliaire ; glomérules d'une douzaine de fleurs à corolle jaune clair à blanche et tube gamopétale, odorantes, subsessiles ; bractées étroitement triangulaires, de 4-9 mm, couvertes d'une dense pilosité rousse ; boutons arrondis au sommet. Fleurs à grandes étamines et fleurs à petites étamines observées sur le même individu. Fleurs fonctionnellement ♂ (ou ⚥) à pédicelle ne dépassant pas 3 mm ; calice à sépales soudés dans la partie inférieure, étroitement triangulaires, longs de 4-5 mm, souvent inégaux, à dense pilosité rousse ; corolle hypocratériforme, à tube long de 9-11,5 mm, à lobes relativement courts, de 3 mm env., cordiformes et nettement imbriqués ; étamines n'arrivant pas au niveau de la gorge, à filets libres de 7-8 mm, à anthères oblongues de 2 mm env. ; pistil élancé de 12-13 mm, soyeux dans la moitié inférieure, à petit stigmate. Fleurs fonctionnellement ♀ parfois dans le même glomérule, un peu plus petites ; corolle à tube de 8 mm, à lobes relativement longs, de 3-4 mm ; étamines à larges filets longs de 2-2,5 mm, à anthères de 1 mm ; pistil atteignant la gorge ou la dépassant légèrement, à stigmate dilaté à 2-4 petits lobes. Fleurs intermédaires en mélange, à étamines inégales, longues de 3-7 mm à l'intérieur de la même corolle, à anthères $\pm$ développées.

Fruits sessiles groupés au sommet des rameaux, au milieu des feuilles ; capsules ellipsoïdes, atteignant 3 $\times$ 1 cm ; 2 valves pourvues chacune d'une aile ondulée atteignant 5 mm de largeur, particulièrement développée dans la moitié supérieure, et de fortes verrues ou dents $\pm$ unies à la base, couvertes d'un feutrage brun roux. Graines longues de 6 mm env., comprimées et anguleuses, noires.

P. ornatum a été récolté récemment dans la région de Bourail, en forêt, sur terrain ultrabasique, vers 250 m d'altitude et sur terrain schisteux vers 700 m.

Un des spécimens en fleurs, prélevé en juin, porte aussi des fruits largement ouverts provenant probablement des fleurs de l'année précédente.

Espèce proche de *P. collinum* dont elle se distingue en particulier par ses glomérules moins florifères, regroupant plusieurs types de fleurs à ovaire non atrophié (ovaire minuscule dans les fleurs fonctionnellement ♂ de *P. collinum*), par ses feuilles moins coriaces, par la couleur roux foncé de la pilosité garnissant les fruits, les bractées et souvent la face inférieure du limbe.

Matériel étudié : *MacKee 39226, leg. Cherrier*, Mé Aoui, 700 m, fl., 18.VI.1981 (P) ; *44425*, type ; *44432*, Bourail, Téné, 250 m, fl., 13.VI.1989 (NOU, P) ; *Veillon 7725*, Bourail, Téné, 250 m, fr., 8.VII.1993 (NOU, P).

Clé pratique des espèces à fruits ornementés

1. Infrutescences caulinaires (dans la partie défeuillée des rameaux) et terminales.
   2. Espèces de terrains surtout calcaires : Iles Loyauté, littoral de la Grande-Terre et de l'Ile des Pins.
      3. Capsules ellipsoïdes-oblongues, brunes, à forte ornementation : chacune des 2 valves pourvue d'une aile longitudinale médiane, souvent aussi de 2 crêtes aliformes latérales (fruit à 6 ailes), et de tubercules pointus $\pm$ nombreux. Espèce du littoral ouest de la Grande-Terre et de l'Ile des Pins .... *P. suberosum*
      3'. Capsules coniques-ovoïdes ou cordiformes et $\pm$ aplaties dans le plan de la fente de déhiscence, souvent orange à maturité, à ornementation bien visible à très estompée : chacune des 2 valves pourvue ou non d'une crête médiane et de verrues $\pm$ marquées. Espèce des Iles Loyauté .... *P. obovatum*

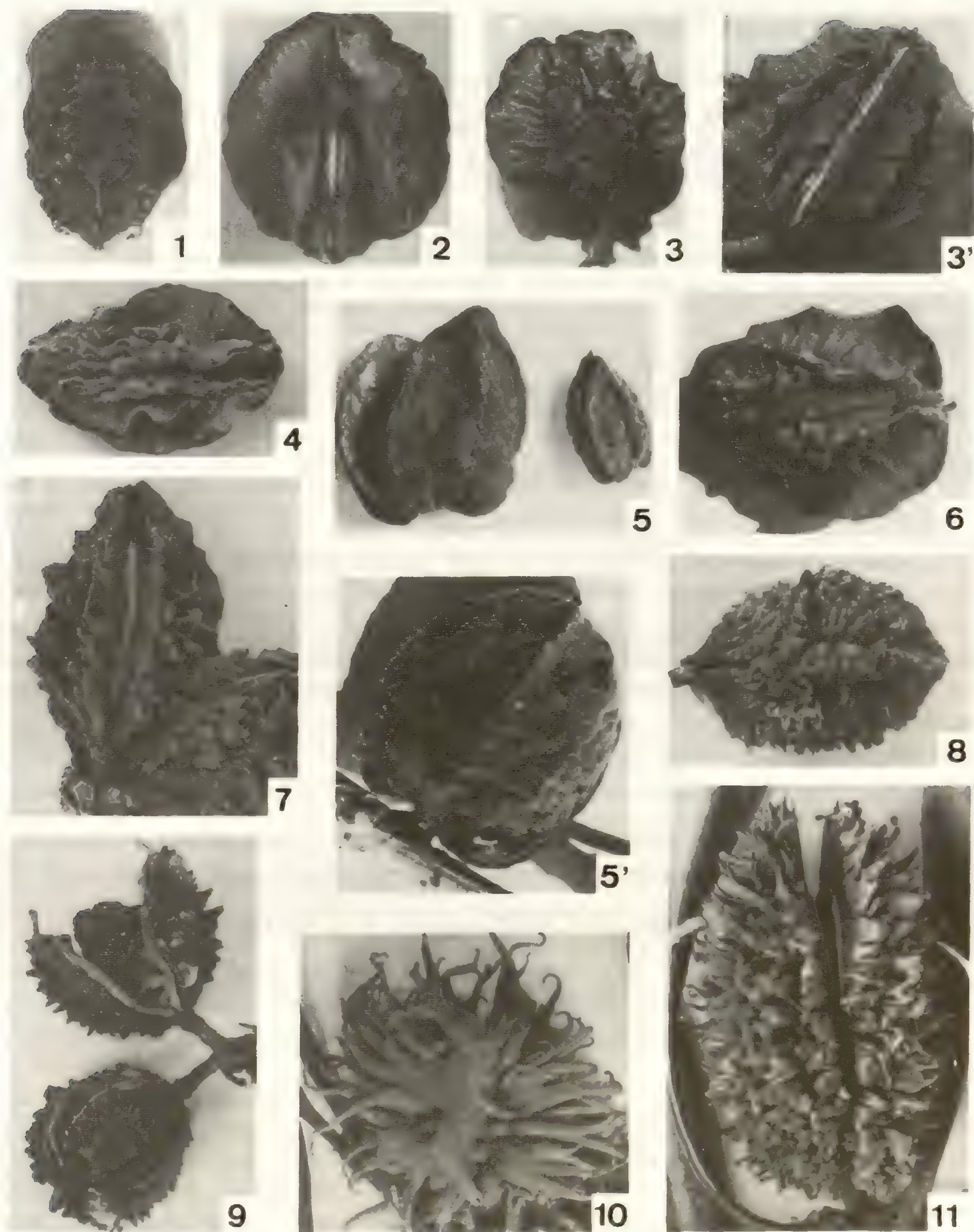


Fig. 6. — Capsules ornementées de **Pittosporum** : **1**, *P. artense* ; **2**, *P. sylvaticum* ; **3**, **3'**, *P. poueboense* ; **4**, *P. collinum* ; **5**, **5'**, *P. obovatum* ; **6**, *P. suberosum* ; **7**, *P. leratii* ; **8**, *P. brevispinum* ; **9**, *P. microdon* ; **10**, *P. echinatum* ; **11**, *P. baudouinii*. (Photos J. JÉRÉMIE).

2′. Espèces de terrains non calcaires : Grande-Terre et Iles Bélep.

4. Capsules garnies de dents fines et très denses, à crête longitudinale discrète sur la ligne médiane des 2 valves. Feuilles étroitement elliptiques, relativement petites, de 4-11 cm de longueur. .... *P. brevispinum*

4′. Capsules garnies de tubercules pointus ± nombreux, à crête aliforme ou aile bien individualisée sur la ligne médiane des 2 valves. Feuilles de 15-35 cm de longueur.

5. Valves très bombées garnies de petites aspérités. Feuilles glabres.......... *P. artense*

5′. Valves pourvues de forts tubercules pointus. Feuilles pubescentes à la face inférieure.

6. Feuilles elliptiques-oblongues à base aiguë, à pétiole bien individualisé atteignant 6 cm de longueur .... *P. muricatum*

6′. Feuilles elliptiques obovées à base décurrente sur le pétiole court et trapu...... *P. leratii*

1′. Infrutescences en position terminale ou subterminale (au milieu des feuilles) uniquement.

7. Valves épineuses sans aile ni bourrelet sur la ligne médiane et longitudinale.

8. Feuilles linéaires-oblongues. Fruits à 2-3(-5) valves, souvent isolés et atteignant 2,5 cm de longueur.......... *P. baudouinii*

8′. Feuilles elliptiques ou obovées. Fruits à 2(3) valves, en glomérules ou ombelles contractées.

9. Capsules sessiles, couvertes de longues épines crochues de 8-15 mm.......... *P. echinatum*

9′. Capsules pédonculées, couvertes de courtes pointes de 2-4 mm .... *P. microdon*

7′. Chacune des 2 valves pourvue sur la ligne médiane et longitudinale d'un bourrelet ou d'une crête aliforme/ aile.

10. Chaque valve pourvue d'un bourrelet longitudinal ; fruits pédonculés, de 1-1,5 cm de diam. .. .. *P. verrucosum*

10′. Fruits pourvus d'ailes longitudinales, longs de 1,5-2,5 cm.

11. Fruits à 6 ailes dont 2 très larges sur la ligne médiane de chaque valve, les autres sculptures étant très estompées.......... *P. sylvaticum*

11′. Fruits à 2 ailes.

12. Tomentum gris, beige argenté à fauve sur les fruits, les bractées, les pétioles et à la face inférieure des feuilles ; limbe coriace, à sommet obtus-arrondi parfois apiculé . *P. collinum*

12′. Tomentum brun roux sur les fruits ; limbe ± coriace, à face inférieure ± garnie de poils roux à glabre.

13. Feuilles à sommet obtus ou arrondi et apiculé .... *P. ornatum*

13′. Feuilles aiguës-acuminées.

14. Fruits pédicellés, non ou à peine comprimés. Feuilles à 15-20 paires de nervures latérales serrées .... *P. poueboense*

14′. Fruits sessiles, fortement aplatis. Feuilles à 10-14 paires de nervures latérales, assez espacées .... *P. aliferum*

Remerciements : Nous exprimons notre reconnaissance à R.D. Hoogland qui a accepté de revoir les diagnoses latines et à J. Jérémie qui a photographié les fruits.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 213-218.

Vietnamochloa aurea (*Gramineae : Eragrostideae*), a new genus and species from Vietnam

J.F. VELDKAMP & R. NOWACK

Summary : Description, morphology, and leaf anatomy of a new monotypic grass genus from Vietnam.

Résumé : Description, morphologie et anatomie foliaires, d'un genre nouveau monotypique de *Gramineae* du Vietnam.

J.F. Veldkamp and R. Nowack, Rijksherbarium, POB 9514, 2300 RA Leiden, The Netherlands.

A grass collection from Phan Rang, Vietnam, proved to be unidentifiable with various treatments for S.-E. Asia and beyond. It clearly belongs to *Eragrostideae-Cynodonteae* in view of the general leaf histology (Kranz anatomy, absence of midrib, etc.), the 3-nerved lemmas, the S-shaped palea, and the shape and structure of the caryopsis. The specimen is especially conspicuous by the paniculate, non-digitate inflorescence with solitary, pedicelled, 1-flowered spikelets, the 1-nerved glumes longer than the lemma, the presence of a naked rachilla process, the golden pubescence of the back and margins of the 3-nerved lemma and on the nerves of the palea, the presence of a sharp, obconical, hairy callus, and the small, straight awn on the lemma.

DELTA (version May 1991) (cf. DALLWITZ, 1980 ; WATSON, DALLWITZ & JOHNSTON, 1986 ; WATSON & DALLWITZ, 1988) is a powerful computer program for comparing genera and identifying unknown specimens. Running the characters of the specimen in it suggested close similarity to *Gymnopogon* Beauv. and less so to some other genera.

The genus *Gymnopogon* is centred in the New World where it has 14 species. A fifteenth, *G. delicatulus* (C.B. Clarke ex Hook. f.) Bor, occurs in continental S.-E. Asia from India to South Vietnam.

Our specimen differs from material of *Gymnopogon* in a number of features. The leaves are aggregated mainly basally rather than distichously spaced along the culm. Their margins are pectinate, not glabrous. The ligule is not a ciliate-margined membrane but a row of hairs (although it is possible that the membrane is very much reduced). The inflorescence is a panicle composed of racemes, although some might consider these as spikes, as the spikelets are shortly pedicelled, which is also the case in *Gymnopogon* where the pedicels are even shorter in the species that we could examine. The spikelets are 1-flowered, while the rachilla extension bears no trace of remnants of higher florets ; in *Gymnopogon* there are usually vestiges of lemmas or awns, but they may be absent in e.g. *G. brevifolius* Trin., *G. burchellii* (Doell) Ekman, *G.*

chapmannianus Hitchc., *G. fastigiatus* Nees subsp. *fastigiatus*, and *G. floridanus* Swallen. The lemma is dorso-ventrally flattened in our specimen, in *Gymnopogon* it is flattened laterally. A conspicuous feature is the golden pubescence of the back and margins of the lemma and on the nerves of the palea, a kind of pubescence not seen or reported elsewhere. The palea is distinctly S-shaped, while it is lanceolate in *Gymnopogon*. The caryopsis in the species of *Gymnopogon* is fusiform and dark brown to blackish, while in the Vietnamese specimen it is obovate and cinnamon ; the embryo in *Gymnopogon* is 0.25-0.3 times as long as the caryopsis, it is 0.37-0.5 times as long in our specimen.

Other genera with a lesser degree of similarity to the new taxon include *Brachyachne* (Benth.) Stapf, *Leptochloa* Beauv., and *Muhlenbergia* Schreb.

Brachyachne differs by the digitate inflorescence, subsessile spikelets, muticous to mucronate lemmas, laterally compressed caryopses, and blades that are " nodular " in transverse section, among other features.

Leptochloa (incl. *Diplachne* R. Br.) differs by having blades with a distinct midrib and " nodular " in cross-section, rarely 1-, usually 2-20-flowered spikelets, glumes distinctly shorter than the adjacent lemmas, an absent to much reduced rachilla-process, and lemmas with a blunt callus and apex.

Muhlenbergia differs in several respects as well, notably a rachilla terminated by a floret, and a fusiform to ellipsoid, not noticeably compressed caryopsis. No annual species of this genus are known outside the New World. These, moreover, according to PETERSON & ANNABLE (1991), all have a membranous ligule which may be short in *M. ciliata* (H.B.K.) Kunth, *M. pectinata* C.O. Goodding, and *M. tenella* (H.B.K.) Trin. However, these species are quite different from our specimen, having very short glumes, long-awned lemmas, etc. Glumes that are longer than the lemma occur in *M. annua* (Vasey) Swallen and *M. majalcensis* P. Peterson, but both are quite distinct from the Vietnamese plant by their much smaller spikelets, no awn at all, etc.

All these differences suggest to us that an undescribed genus and species are involved, *Vietnamochloa aurea*.

According to M. SCHMID (P), Phan Rang has a high rate of endemism because of its climatological and geographical situation. The coastal area is extremely dry (600-700 mm) and the sandy and stony interior is semi-arid. Many other *Eragrostideae* occur here, e.g. *Kengia serotina* (L.) Packer.

VIETNAMOCHLOA Veldk. & Nowack, *gen. nov.*

Lamina anatomia Kranziana gerentia, ligula ciliorum fimbria minuta truncata, inflorescentiis paniculatis non-digitatis, axe commune bene evoluto, racemis tenacibus, spiculis solitariis pedicellatis unifloris, supra glumas frangentibus, glumis 1-nervatis lemmate longioribus textura plus minusve eadem, processo rachillae filiformi inappendiculato, lemmate 3-nervato dorsaliter secus costa duabus seriebus setis aureis et secus margines aureo-setuloso, callo acuto obconico aureo-ciliato apice acuminato, arista subapicali minuto stricto, palea S-formi nervibus 2, caryopside obovoidea dorso-ventraliter compressa pericarpio adnato cinnamomeo laevi, embryone caryopside 0.37-0.5-plo longior.

TYPE : *Vietnamochloa aurea* Veldk. & Nowack.

Culms distally unbranched. Blades not pungent, with Kranz anatomy. Ligule a short, ciliate rim. Panicle of loosely flowered tenaceous racemes along a well-developed common axis. Spikelets solitary, 1-flowered, fusiform, slightly dorsally compressed, breaking up above the glumes. Glumes subequal, 1-nerved, keeled, longer than the lemma, more or less the same in texture. Rachilla process present, glabrous, smooth, without apical vestiges. Lemma dorso-ventrally flattened, rounded on the back, 3-nerved, lateral nerves submarginal, golden setulose from base, midrib on both sides with a row of golden, stiff hairs ; callus obconical, pungent, laterally short golden hairy ; apex acuminate, awn subapical, simple, straight. Palea S-shaped, nerves 2. Lodicules not seen. Anthers 3. Styles 2, free. Caryopsis obovate, dorso-ventrally flattened, pericarp adnate, cinnamon coloured, smooth ; embryo 0.37-0.5 times as long ; hilum subbasal, punctiform.

Vietnamochloa aurea Veldk. & Nowack, *sp. nov.* — Fig. 1, 2.

Annua ad 25 cm alta glabra, foliis praecipue basalibus caulinis 1 vel 2 diminutis, vaginis ad basin apertis glabris valde nervatis, ligula ca. 0.25 mm longa, laminibus ovato-lanceolatis planis ad involutis 0.5-1 cm longis 1.5-2 mm latis acutis marginibus pectinatibus setis rectis distantibus ad 0.7 mm longis cetera glabris, pedunculo ad 15 cm longo laevi glabro, panicula laxa angusta 3.5-5 cm longa ca. 1 cm lata, ramis laxe erectis paucifloris infimis solitariis, pedicellis 0.5-1 mm longis, spiculis 4-4.25 mm longis (arista exclusa), glumis lanceolatis acutis glabris laevibus viridibus distaliter purpurascentibus, inferioribus 3.5-4 mm longis superioribus 3.9-4.1 mm longis, processo rachillae ca. 1.5 mm longi glabro laevi, lemmata lanceolata 3-3.2 mm longa, setis strictis rigidis ca. 0.2 mm longis, costa inconspicua, arista subapicali inserta breviter exserta 1.5-1.75 mm longa, callo 0.5-0.75 mm longo, palea ca. 3 mm longa aureo-setulosis setis ca. 0.3 mm longis, antheribus ca. 1.5 mm longis, caryopside ca. 1.5 mm longa ca. 0.75 mm lata.

TYPE : *Nguyen Van Khiem s.n.*, Vietnam, Phan Rang, 3.XI.1965 (holo-, L, n° 000201 ; iso-, possibly in the Herbarium of the Faculty of Science, Saigon).

Caespitose annuals. Culms up to 25 cm high, glabrous. Leaves mainly basal, 1 or 2 cauline, reduced. Sheaths open to base, glabrous with strong prominent ribs. Ligule ca. 0.25 mm high. Blades ovate-lanceolate, flat to inrolled, 0.5-1 cm by 1.5-2 mm, acute, margins pectinate with straight, distant bristles of up to 0.7 mm length, otherwise glabrous. Peduncle up to 15 cm long, smooth, glabrous. Panicle lax, narrow, composed of a few subracemose spikes, 3.5-5 by 1 cm, branches laxly erect, few-flowered from the base, lowermost ones solitary. Pedicels 0.5-1 mm long. Spikelets 4-4.25 mm long (excl. awn). Glumes lanceolate, acute, glabrous and smooth, green to distally purplish. Lower glumes 3.5-4 mm long ; upper glumes 3.9-4.1 mm long. Rachilla process ca. 1.5 mm long, glabrous, smooth. Lemma lanceolate, 3-3.2 mm long, bristles straight, ca. 0.2 mm long, midribfaint, awn shortly exserted, 1.5-1.75 mm long ; callus 0.5-0.75 mm long. Palea slightly shorter than the lemma, deeply bilobed in upper part, ca. 3 mm long, golden setulose in the lower 2/3d, bristles ca. 0.3 mm long. Anthers ca. 1.5 mm long. Caryopsis ca. 1.5 by 0.75 mm.

DISTRIBUTION : S. Vietnam, Phan Rang, only known from the type.

HABITAT : Dry sandy, clayey soil.



Fig. 1. — **Vietnamochloa aurea** Veldk. & Nowack : **a**, habit ; **b**, leaf blade axial side, note absence of midrib ; **c**, spikelet abaxial ; **d**, floret, adaxial ; **e**, lemma, dorsal ; **f**, palea and rachilla ; **g**, caryopsis, abaxial. *Nguyen Van Khiem s.n.* (L). — a × 1 ; b × 3 ; c-g × 12.

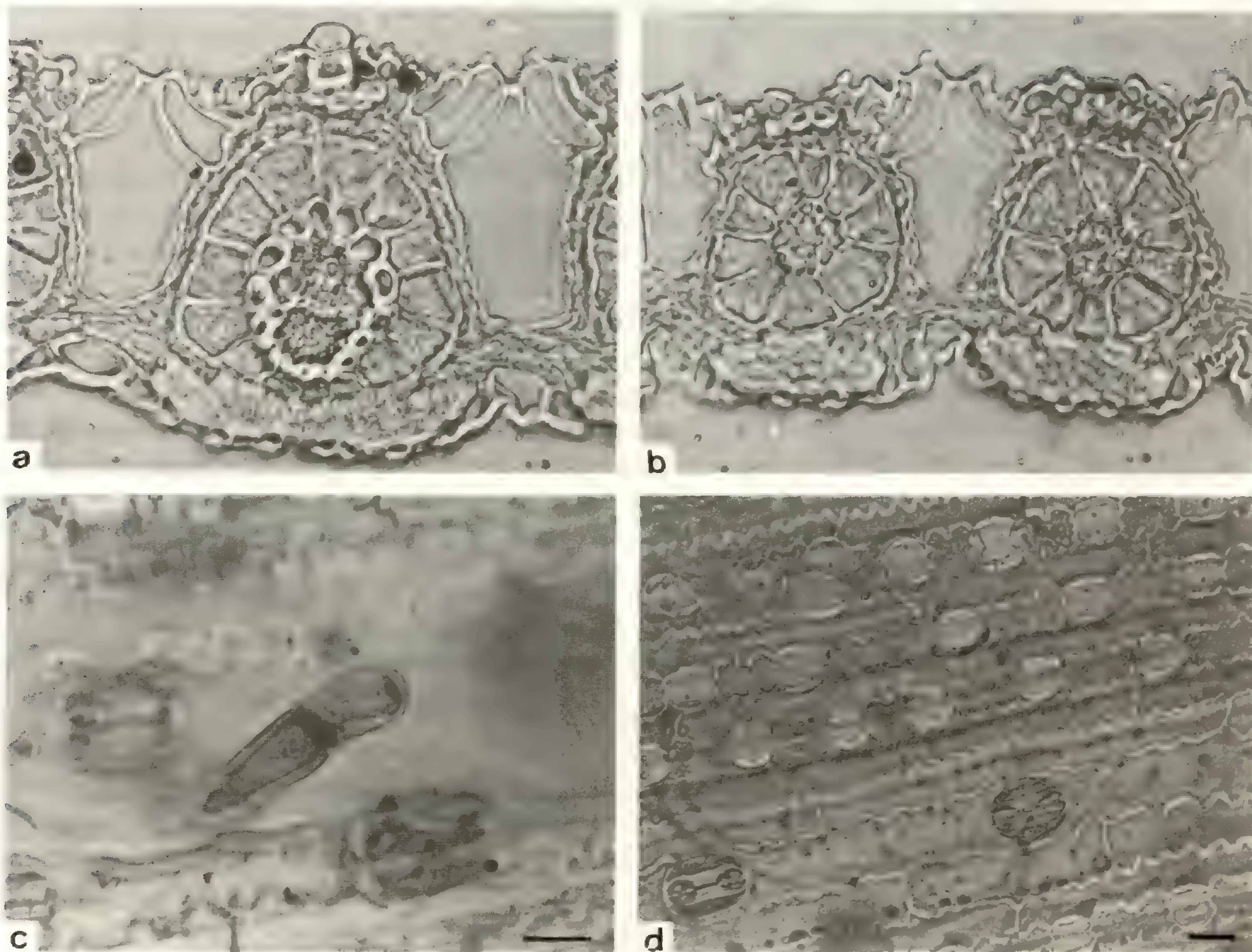


Fig. 2. — **Vietnamochloa aurea** Veldk. & Nowack : **a**, transverse section of leaf showing major bundle with inner bundle sheath ; **b**, *id.*, showing two minor bundles without inner bundle sheath. b = bulliform cell, s = sclerenchyma anchor ; **c**, abaxial epidermis of the leaf blade with intercostals and chloridoid micro-hair (bar is 10 μm) ; **d**, abaxial epidermis of the leaf blade with costals and intercostals (bar is 10 μm).

ANATOMY :

Transverse section of leaf blade. — Leaf blades C4, XyMS+. Massive prickle hairs present on the margin. Microhairs chloridoid, scattered over the ad- and abaxial surfaces. Lamina abaxially ribbed with grooves between the vascular bundles ; adaxially more or less flat. Stomata scattered over the adaxial surface, abaxially confined to the grooves. Adaxial epidermal cells more or less oval and flattened ; abaxially papillate. One large, adaxial bulliform cell, flanked by smaller colourless cells between each pair of vascular bundles to form deeply-penetrating fans (Fig. 2). Mesophyll not conspicuously radiate, possibly compressed due to drying, without adaxial palisade, not traversed by colourless columns. Blade with distinct, prominent adaxial ribs ; midrib not readily distinguishable, with one bundle only. Vascular bundles 21 with conspicuous outer bundle sheaths (PCR) of even outline, sheath extensions

absent, accompanied by fairly massive abaxial sclerenchyma girders ('anchors') and much smaller adaxial sclerenchyma strands, separated from the bundle sheath by chlorenchyma cells. Inner sclerenchymatous bundle sheath only developed in four " major " bundles. Margin with a well-developed sclerenchymatous fibre bundle. — P. BAAS.

Abaxial leaf blade epidermis. — Costal/intercostal zonation conspicuous. Papillae and glands absent. Long-cells similar in shape costally and intercostally (broader intercostally) ; mid-intercostal long-cells rectangular with markedly sinuous walls. Microhairs present, chloridoid, clearly two-celled, elongated, 24-30 µm long, ca. 6 times wide as long, basal cell 18-21 µm long, ca. 0.3 times as long as the whole hair, apical cell thinner than basal cell, but not collapsed, 9-12 by 6 µm wide at septum. Stomata common, ca. 15 µm long ; subsidiaries non-papillate, dome-shaped ; guard-cells overlapping to flush with the interstomatals. Costal short-cells conspicuously in long rows ; intercostal short-cells common but few, mostly in cork/silica-cell pairs, irregularly dispersed, silicified. Costal silica bodies present and well-developed, saddle-shaped, present in alternating cell files ; intercostal silica bodies conspicuous, few, tall and narrow. Prickles and macro-hairs present on the blade margins, only. — A. VAN DEN BORRE.

ACKNOWLEDGEMENTS : We wish to thank Mr. NGUYEN VAN KHIEM for the many interesting collections he used to send from Vietnam, of which this is one. Ms B. VAN HEUVEN (L) carefully sectioned and photographed the leaf blades from which Prof. P. BAAS (L) prepared a description. Mr. M. SCHMID (P) gave very helpful advice on Indochinese agrostology. Dr. L. WATSON and Ms. A. VAN DEN BORRE (Canberra) kindly ran our description against their latest version of DELTA in our search for a generic identity. Ms. VAN DEN BORRE kindly allowed us to use her description and plates of the abaxial epidermis of the leaf blade. Mr. J. VAN OS (L) is thanked for making the line-drawing.

LITERATURE

DALLWITZ, M. J., 1980. — A general system for coding taxonomic descriptions. *Taxon* 29 : 41-46.

PETERSON, P. M. & ANNABLE, C. R., 1991. — Systematics of the annual species of *Muhlenbergia* (*Poaceae-Eragrostideae*). *Syst. Bot. Monogr.* 31 : 1-109.

SMITH, J. P., 1971. — Taxonomic revision of the genus *Gymnopogon* (*Gramineae*). *Iowa State J. Sc.* 45 : 319-385.

WATSON, L. & DALLWITZ, M. J., 1988. — *Grass genera of the world.* 45 pp, 5 microfiches. Australian National University, Canberra.

WATSON, L., DALLWITZ, M. J. & JOHNSTON, C. R., 1986. — Grass genera of the world : 728 detailed descriptions from an automated database. *Austral. J. Bot.* 34 : 223-230.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 219-223.

Deux espèces nouvelles de *Vanilla* (*Orchidaceae*) de Guyane française

D. L. SZLACHETKO & Y. VEYRET

Résumé : Description de deux espèces nouvelles du genre *Vanilla* (*Orchidaceae*) de Guyane française.

Summary : Description of two new species of *Vanilla* (*Orchidaceae*) from French Guyana.

Darius L. Szlachetko, Department of Plant Ecology and Nature Protection, University of Gdansk, Al. Legionow 9, Pl 80441 Gdansk, Pologne.
Yvonne Veyret, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Vanilla Plumier ex Mill. est un genre pantropical dont les espèces se présentent le plus souvent sous forme de lianes grimpantes feuillées ; cependant on trouve des espèces aphylles dans les zones arides et quelques autres offrent un port buissonnant. Chacun des continents qui abritent des vanilliers possède ses propres espèces réparties en fonction de leur situation physico-climatique. Parmi les 119 espèces du genre, 59 sont américaines, dont 17 se trouvent dans les trois Guyanes (20 environ si l'on considère la totalité du massif des Guyanes hors frontières politiques) et 10 en Guyane française, y compris le *V. fragrans* introduit.

Les Vanilliers sont des plantes assez peu récoltées si bien que les aires actuelles de répartition ne corrrespondent certainement pas à la réalité ; d'autres espèces sont probablement encore inconnues. Cependant depuis 1955, date de la parution de l'ouvrage « Le Vanillier et la Vanille dans le Monde » publié par G. BOURIQUET (Ed. Lechevallier, Paris, 1954), le nombre des espèces nommées, de Guyane française, a triplé.

Vanilla porteresiana Szlach. & Veyret, *sp. nov.* — Fig. 1.

Species V. Weberbaueriana Kraenzl. *affinis, differt : internodiis longioribus et angustioribus, inflorescentiis longioribus, bracteis floralibus brevioribus ; labello indistincte 3-lobato, lobo apicali plicato, in parte basali fasciculo pilorum et callo ciliato bipartito ; columna brevi et solida, infra stigma glabra, quarto basali labelli adnata.*

TYPE : *Oldeman 2087*, Guyane française, crique Mulet mort, Sud de Saül, zone basse, 25 février 1966 (holo-, P ; iso-, CAY). Seul matériel connu.

Liane grimpante. Entrenoeuds de 10-12,5 cm de longueur et d'environ 4 mm de diamètre. Feuilles pétiolées ; pétiole de 1-1,5 cm de longueur, en forme de gouttière ; limbe environ cinq

fois plus long que large, de 19,5-23 cm de longueur, 4-4,5 cm de largeur, oblong-lancéolé, acuminé. Inflorescences de 9 cm de longueur, relativement denses, portant environ 20 fleurs. Bractées florales de moins de 10 mm de longueur, ovées-lancéolées, obtuses. Ovaire pédicellé jusqu'à 2 cm de longueur, dressé, étroit, tordu. Fleurs petites campanulées. Sépale dorsal de 20,5 mm de longueur, 4,5 mm de largeur, oblong-lancéolé ou ligulé, obtus, épais et plutôt dur, granuleux à l'extérieur, avec des bords minces, membraneux. Sépales latéraux de 19 mm de longueur, 5 mm de largeur, lancéolés, obtus, épais et durs, granuleux à l'extérieur sous la nervure médiane, terminés par un appendice charnu en forme de doigt. Pétales de 19 mm de longueur, 5,5 mm de largeur, ligulés-falciformes, obtus, nettement plus minces que les sépales, glabres, avec une carène externe médiane, charnue, dure et granuleuse, libre au cinquième de son sommet. Labelle de 17,5 mm de longueur, 13,5 mm de largeur, soudé à la colonne jusqu'au quart de sa longueur (4,5 mm), de forme générale ovée-rhomboïde, charnu, indistinctement trilobé ; lobe médian plissé à sa partie supérieure, lobes latéraux entiers ; nervures épaissies à leur partie supérieure dans le seul lobe médian du labelle ; trois crêtes charnues le long des nervures centrales, la crête médiane étant la plus haute et pourvue d'un apex oblong ; dans la partie basale du labelle, bouquet de poils charnus, soudés sur les deux-tiers de leur longueur, précédé d'un cal fendu en long, charnu et cilié, jusqu'à la base du bouquet de poils. Colonne de 9,5 mm de longueur, courte et massive, en forme de S, glabre sous le stigmate, typique du genre.

L'étiquette de la planche d'herbier mentionne le nom créole de cette espèce : « Vanille sauvage » et la couleur blanche des fleurs lorsqu'elles sont ouvertes, c'est-à-dire de la face supérieure des pièces florales.

Espèce dédiée à Roland Portères, directeur du Laboratoire d'Ethnobotanique du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris de 1948 à 1974, qui s'est particulièrement intéressé, entre autres, au genre *Vanilla* et a traité la partie systématique-répartition-écologie dans l'ouvrage de G. Bouriquet cité ci-dessus.

Vanilla barrereana Veyret & Szlach., *sp. nov.* — Fig. 2.

Species V. chamissonis Klotzsch *affinis, differt : floribus dimidio minoribus ; labello leviter trilobato, succulento appendici ad apicem, nervis incrassatis a fasciculo pilorum usque ad basem columnae, pilibus fasciculi junctis in basem eorum, calo rhombico, pubescento, fisso in medio ; parte basali columnae pubescenti.*

Type : *Cremers 4523*, Guyane française, Haut Tampoc, Saut Pierourou, sur les berges et dans les petites îles au milieu du saut, 27 mars 1977 (holo-, P ; iso-, CAY). Seul matériel connu.

Liane grimpante. Entrenoeuds de 8,5-9 cm de longueur, ca. 3 mm de diamètre. Feuilles pétiolées ; pétiole d'environ 1 cm de longueur, en forme de gouttière ; limbe cinq à six fois plus long que large, de 13-15,5 cm de longueur, 2,2-3 cm de largeur, étroit, lancéolé à linéaire-lancéolé, acuminé. Axe de l'inflorescence de 3 cm de longueur, à six fleurs, plutôt lâche. Bractées florales de moins de 1 cm de longueur, ovales-lancéolées, subaiguës. Ovaire pédicellé, d'environ 3 cm de longueur, pendant. Sépale médian de 32 mm de longueur, 7 mm de largeur, lancéolé, obtus, épais, dur, granuleux à l'extérieur avec des bords minces, membraneux. Sépales latéraux de 31 mm de longueur, 6,5 mm de largeur, lancéolés-spatulés, plus larges au sommet,



Fig. 1. — **Vanilla porteresiana** Szlach. & Veyret : **a**, port ; **b**, pétale, face externe ; **c**, coupe transversale du pétale ; **d**, sépale dorsal ; **e**, sépale latéral ; **f**, labelle ; **g**, bouquet de poils vus de profil ; **h**, apex du labelle ; **i**, coupe transversale de la partie centrale du labelle ; **k**, coupe transversale de l'apex du labelle. (*Oldeman 2087*, **P**).

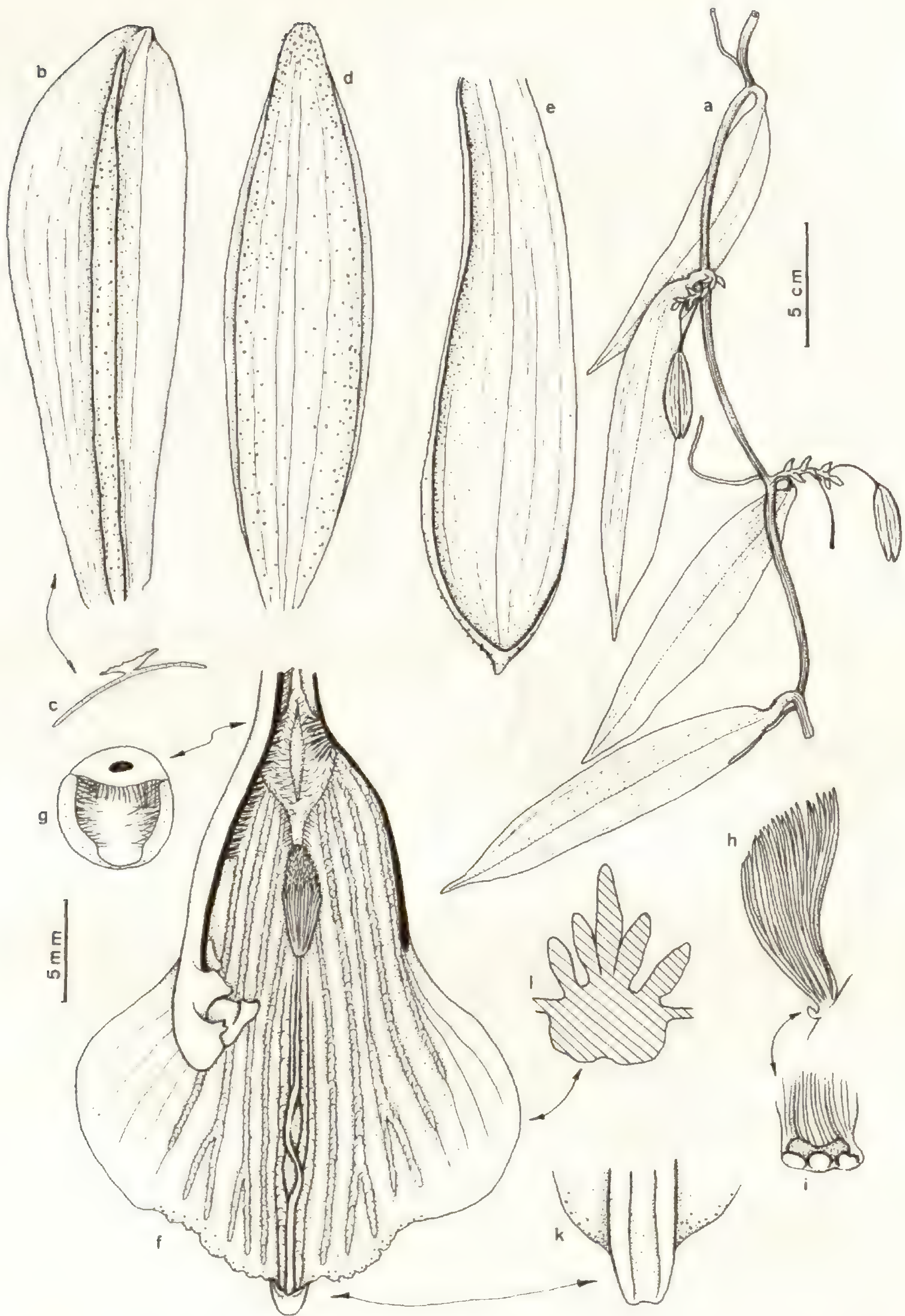


Fig. 2. — **Vanilla barrereana** Veyret & Szlach. : **a**, port ; **b**, pétale, face externe ; **c**, coupe transversale d'un pétale ; **d**, sépale dorsal, face externe ; **e**, sépale latéral ; **f**, labelle ; **g**, coupe transversale de la partie basale du labelle ; **h**, bouquet de poils vus de profil ; **i**, partie basale de ce dernier, vu de face ; **k**, apex du labelle, vue externe ; **l**, coupe transversale dans la partie médiane du labelle. (*Cremers 4523*, **P**).

obtus, durs et charnus, granuleux, à bords minces et portant à leur sommet un appendice charnu en forme de doigt. Pétales de 30 mm de longueur, 8,0 mm de largeur, spatulés, plus larges au sommet, obtus, minces, glabres, avec une carène de texture semblable à celle des sépales, libres au sommet sur le sixième de leur longueur. Labelle de 29 mm de longueur, 23 mm de largeur, soudé à la colonne jusqu'à la moitié de sa longueur (13 mm), de forme générale rhomboïde, charnu, indistinctement trilobé ; lobes latéraux entiers, arrondis ; lobe central crénelé sur les bords avec appendice apical, charnu, obtus ; nervures épaissies sauf dans les lobes latéraux ; cinq crêtes charnues au-dessus des nervures centrales, la crête médiane étant la plus haute ; à la partie basale, bouquet de poils charnus et libres ; de la base du labelle jusqu'à la base du bouquet de poils : cal charnu et pubescent fendu en son milieu. Colonne de 19 mm de longueur, pubescente sur la moitié inférieure, dressée, grêle, étroite.

Espèce dédiée à Pierre BARRÈRE (ca. 1690-1755), médecin botaniste du Roi dans la première partie du XVIII[e] siècle, professeur à l'Université de Perpignan, qui fut envoyé pendant quelques années à Cayenne, de 1722 à 1725, et y décrivit deux espèces de Vanilliers qui ne furent valablement nommées que beaucoup plus tard : *V. pompona* par SCHIEDE en 1829 et *V. palmarum* par LINDLEY en 1840.

NOTE : *V. barrereana* ressemble à *V. chamissonis* Klotzsch mais les bractées florales sont trois fois plus courtes que l'ovaire pédicellé (au lieu de cinq fois), les fleurs plus petites, le labelle plus court et plus large avec un apex aigu et des nervures épaissies ; le bouquet de poils du labelle est situé sur le tiers inférieur ; le cal de la base du labelle est plus court et plus étroit et fendu en deux ; la partie basale de la colonne est pubescente ; tandis que chez *V. chamissonis* le labelle est émarginé, le bouquet de poils se situe à peu près au milieu du labelle, le cal à la base du labelle est preque aussi long que la moitié de la longueur du labelle, les nervures ne sont pas épaissies.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 225-226.

A new species of *Scleria* (*Cyperaceae*) from New Caledonia

F.R. FOSBERG †

Summary : *Scleria ovinux*, an endemic species of New Caledonia that was discovered and named but undescribed and unpublished by Jean RAYNAL, is here validly published.

Résumé : *Scleria ovinux*, espèce endémique de la Nouvelle-Calédonie, découverte et nommée, mais non décrite ni publiée par Jean RAYNAL, est ici validement publiée.

F. Raymond Fosberg [died 25 Sept. 1993], Botany Department MRC-166, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. 20560, U.S.A.

During routine identification of Pacific Islands plant specimens, a *Scleria* specimen was matched by a New Caledonia specimen annotated by Jean RAYNAL as *Scleria ovinux* Raynal. I found that the name seemed to be unpublished. Time passed and the specimen disappeared into my backlog. However, I remembered it as very distinctive and was curious that the name could not be found. With the help of a promising young French botanist, Mlle Anne-Elizabeth WOLF, I contacted RAYNAL's widow, Mme Aline RAYNAL-ROQUES, and found that apparently Dr. RAYNAL had annotated sheets in herbaria, but had never prepared a description or published the name.

Mme RAYNAL, herself a botanist working on African plants, informed me that she had no intention of publishing this species, but did not object to my publishing it, ascribing the name to Jean RAYNAL.

Mlle WOLF located a series of *Scleria* specimens in the Paris herbarium bearing annotations as " *Scleria ovinux* Raynal " and these were loaned to the Smithsonian for my study. They are distinct from *S. polycarpa* Boeckeler and *S. margaritifera* Willd., where some had been placed. They do not key to any species in recent treatments of *Cyperaceae* by KERN or KOYAMA in the western Pacific or South Asia, nor do they match material in our herbarium (US). I am not a professional cyperologist, but venture to offer this description based on material studied by Dr. RAYNAL, whose botanical career was cut short by an accident in 1979.

Scleria ovinux J. Raynal ex Fosberg, *sp. nov.*

Planta herbacea crebre caespitosa, rhizomate brevi crasso lignoso horizontali, caulibus valde trigonis carinatis, foliis linearibus 5-nervatis spiraliter dispositis in 2-3 pseudoverticillis ; paniculis ramulis spiciformibus, spicula staminata fusiformis, spicula pistillata late ovoidea hypogynio trilobato, lobis emarginatis, nuce ovoidea, laeve alba rariter ravida.

Plant with thick stems caespitosely crowded on a short thick woody horizontal rhizome, stems strongly triangular carinate, glossy brown, lower exposed portions smooth to very slightly roughened, this roughness somewhat more pronounced upward ; lower 1-3 sheaths tending to be bladeless, leaves in 2-3 pseudo-whorls, uppermost leaf solitary, contraligule low-triangular, its margins hirsute-ciliate, blades linear, to 1 cm wide, with 5 principal nerves, midnerve strongest, lateral ones rather weaker to prominent, several very minor ones in each interval, margins antrorsely scabridulous, total length of leaves shorter than stems, under surface of blades sparsely appressed hirsute ; panicles terminal, fastigiate to open with subpatently spreading branches, becoming pyramidal, to 10-12 cm long, 1-several usually somewhat smaller lateral panicles at uppermost nodes ; staminate spikelets fusiform, dark chestnut, lateral but tending to be distal on panicle branches, glumes ovate to elliptic, midrib clear but usually not prominent, somewhat excurrent, protruding apiculus somewhat scabrous, stamens somewhat exserted ; pistillate spikelets uniflorous, mature pistillate fruiting spikelet broadly ovoid, closely invested by imbricate, broadly ovate glumes with prominent white midrib, this strongly excurrent, sides of these glumes pale with dark brown margins ; hypogynium basally broadly and very shortly stipitate, swollen at base, pale, glossy, strongly trilobate, lobes brown, narrow, slightly emarginate ; nutlet ovoid, about 2.5 × 2 mm, apex rounded or obtuse but slightly umbonulate, surface very smooth, white to rarely somewhat gray, upper half exserted from subtending investing glumes.

TYPE : *MacKee 24376*, New Caledonia (holo-, P! ; iso-, P!).

ETYMOLOGY : Latin *ovum* (egg) + *nux* (nut), an allusion to the ovoid nutlets.

Closely allied to *Scleria polycarpa* Boeckeler, differing principally in the ovoid and very smooth nutlet, prominent subgibbous hypogynium, scarcely scabridulous leaf-margins. Replacing *S. polycarpa* in New Caledonia, where *S. ovinux* is apparently endemic and widespread on ultrabasic and schistose substrata.

A few specimens from Guam and Palau approach *S. ovinux* in slightly ovoid nutlets. Such are *McGregor 540, Fosberg 99797* and *Anderson s.n.* (all US) from savanna areas on Guam, Marianas, and *Salsedo 90* (US) from Koror, Palau.

SPECIMENS EXAMINED : NEW CALEDONIA : Basse Tiwaka, 0-2 m, 8.X.1971, *MacKee 24376* (P, type) ; Route de Yaté, les Dalmates, 150 m, *MacKee 32187* (P) ; Pam, 5 m, *MacKee 35385* (P) ; Poum : Nomatch, 20 m, *MacKee 29352* (P) ; Poindimié : Povila, 400 m, *MacKee 28132* (P) ; 200 m, *MacKee 32156* (P) ; Houailou : Nessakouya, 30 m, *MacKee 31962* (P) ; Ba, *MacKee 34321* (P) ; Haute Diahot : Paala, 500 m, *MacKee 33076* (P) ; Haute Tchamba, 550 m, *MacKee 33027* (P) ; Balade, *Vieillard 1460* (P), *1461* (P), *1462* (P), *1464* (P).

A photo (US) of a specimen in Berlin, very probably destroyed, a fragment of a specimen from the " C. Sprengel Herbarium " no collector indicated, from Tanna is very likely a FORSTER collection. It is labeled " *Scleria margaritifera* Willd. non Gaertner " and may be *S. ovinux*, but critical details do not show well in the photo.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995), section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 227-230.

Une nouvelle espèce du genre *Adenanthera* L. (*Leguminosae, Mimosoideae*) à Madagascar

J.-F. Villiers

Résumé : Une nouvelle espèce du genre *Adenanthera* L. est décrite de Madagascar.

Summary : A new species of *Adenanthera* L. is described from Madagascar.

Jean-François Villiers, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Adenanthera* Linné regroupe 12 espèces dans les régions tropicales d'Asie et de Mélanésie (Nielsen & Guinet, 1992).

Parmi les échantillons collectés à Madagascar, il nous semble possible de définir un nouveau taxon.

Adenanthera mantaroa J.-F. Villiers, *sp. nov.* — Fig. 1.

Adenantherae aglaospermae affine sed petiolo et rachidi ± pubescentibus, pinnae axe et petiolulo pubescentibus, foliolis oblongis vel late oblongis-ellipticis, nervis exiliter prominentibus, pedicello, calice, petalis, staminibus et stylo longioribus differt.

Type : *Service des Eaux & Forêts Madagascar 11144 SF*, Amindreliby-Mohatalaky, distr. Fort-Dauphin (actuel Tolagnaro), fl., 16.XI.1954 (holo-, P ; iso-, P, TEF).

Arbre atteignant 20-30 m. Fût 0,4-1 m de diamètre, droit, à rhytidome rougeâtre plus ou moins écailleux, tranche de l'écorce rose-brun, fibreuse, poisseuse. Rameaux jeunes éparsement pubescents. Rameaux âgés glabres, noueux à cause des cicatrices foliaires. Stipules glabres, coriaces, triangulaires, longues de 1,75 mm, sommet aigu, précocement caduques. Pétiole faiblement pubescent dessus, long de (2,5-)4-9 cm, face supérieure canaliculée. Rachis faiblement pubescent dessus, long de (4-)6-22 cm face supérieure canaliculée, face inférieure terminée par un mucron sublinéaire caduc. Pennes (3)4-6 paires, plus ou moins alternes à opposées (au moins pour les sommitales). Axe de la penne poilu dessus, long de 6-15 cm, face supérieure finement carénée, face inférieure terminée par un mucron comme précédemment. Folioles 11-15, alternes ; pétiolule poilu, long d'env. 1 mm ; limbe glabre sur les deux faces (parfois quelques poils sur la base distale), oblong à largement elliptique-oblong, atteignant 30 × 15 mm, base symétrique, sommet arrondi ; nervure primaire médiane, faiblement concave

dessus et saillante avec quelques poils dessous ; nervures secondaires 6-8 paires, peu ascendantes, faiblement saillantes dessus et visibles à faiblement saillantes dessous ; reste de la nervation peu dense, peu ou pas visible dessous.

Inflorescence en grappe axillaire solitaire ; axe de la grappe glabre long de (5-)10-20 cm. Bractéole pubescente extérieurement, très étroitement triangulaire, longue d'environ 1 mm, sommet aigu, tôt caduque. Bouton floral ellipsoïde. Fleur ♂ et ♀, pentamètre, jaune sur le vivant ; pédicelle long de 2-4 mm, à abscission au-dessus de la base. Calice glabre, obconique court, long de 1,5-2 mm ; lobes libres largement triangulaires, longs d'env. 0,5 mm, marge parfois faiblement ciliée, sommet aigu. Corolle glabre, longue de 3-4 mm ; pétales libres elliptiques, réfléchis à l'anthèse, sommet aigu. Etamines 10, longues de 4-5 mm ; anthère oblongue longue d'env. 0,5 mm. Pistil à court stipe long de 1 mm ; ovaire glabre, étroitement oblong, long d'env. 3,5 mm, à 15 ovules ; style long d'environ 3,5 mm, terminé par un stigmate tubuleux.

Gousse déhiscente par deux valves, glabre, étroitement oblongue-falciforme, (10-)20-30 × 1,5 cm ; base cunéiforme plus ou moins asymétrique stipitée ; bourrelets suturaux épaissis ; faces bosselées au niveau des graines, s'enroulant à la déhiscence ; sommet aigu ; endocarpe jaune soyeux. Graine à téguments très durs, rouge orangé dans la moitié micropylaire et noire dans le reste, elliptique comprimée, 8-11 × 6-8 mm ; aréole centrale oblongue à elliptique.

A. mantaroa paraît assez proche de *A. aglaosperma* Alston, connu du Sri Lanka ; cependant il peut se reconnaître par plusieurs caractères :

A. mantaroa	*A. aglaosperma*
Pétiole, rachis, axe de la penne pubescents	Pétiole, rachis, axe de la penne glabres
Pétiolule pubescent	Pétiolule glabre
Limbe oblong ou largement oblong-elliptique	Limbe plus ou moins asymétriquement ovale-elliptique
Nervation des folioles très peu saillante	Nervation des folioles proéminente
Fleurs jaunes	Fleurs roses à rouge vineux
Bractéole longue d'env. 1 mm	Bractéole longue d'env. 0,5 mm
Pétales longs de 3-4 mm	Pétales longs de 2,3-2,5 mm
Style long d'env. 3,5 mm, droit	Style long d'env. 0,5 mm, courbe

A. mantaroa est endémique de Madagascar : son aire est limitée au Domaine oriental depuis Sambava jusqu'à Fort-Dauphin au Sud ainsi qu'au Domaine du Sambirano. Le genre *Adenanthera* L. a une aire asiatico-australienne et mélanésienne ; *A. mantaroa* est la seule espèce connue hors de cette zone.

C'est un arbre des forêts denses humides de basse altitude et submontagnardes jusqu'à 1000-1100 m en altitude. Il est généralement peu fréquent, mais il peut être assez abondant localement comme par exemple aux environs de la baie d'Antongil.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ : *Capuron 8921 SF*, env. baie d'Antongil entre Tenina et Anandrivola, S. de Rantabe (fr., janv.), P, TEF ; *11437 SF*, massif du Bekolosy, Mangarivo (fl., nov.), P, TEF ; *20310 SF*, près village Ankaraha, km 100 route Tananarive-Moramanga, près vallée du Mangoro (fr., août), P, TEF ; *22098 SF*, W. Foulpointe, Mangalimaso (fl., nov.), TEF ; *28844 SF*, île Sainte Marie, forêt d'Analalava, S.-E. Lokinssy (fr., mai), P, TEF ; *Humbert 20602 ter*, vallée de la Manampanihy, env. Ampasimena, P ; *Louvel in Perrier de la Bâthie 14898*, côte Est (fl.), P ; *Perrier de la Bâthie 4193*, env.

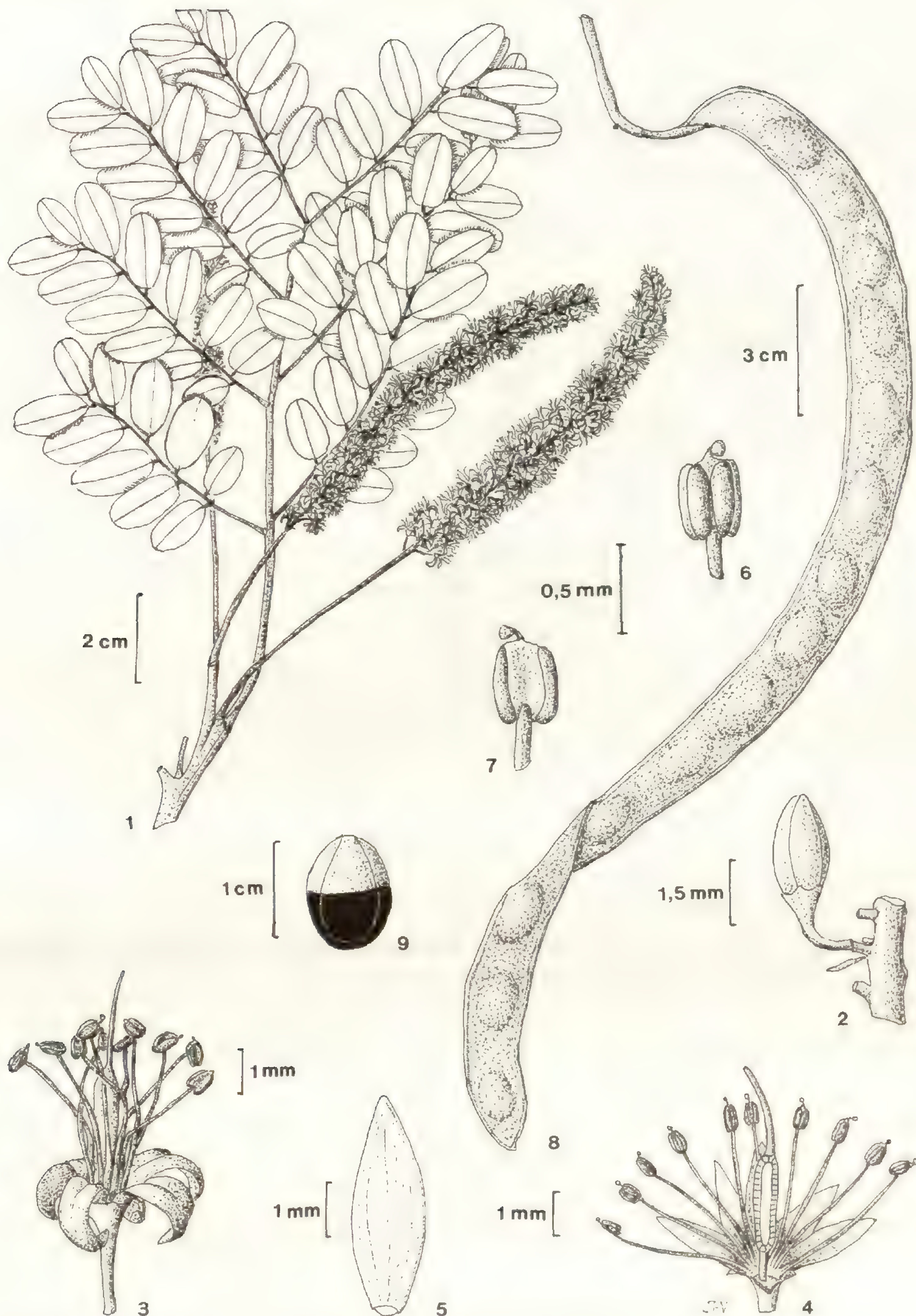


Fig. 1. — **Adenanthera mantaroa** J.-F. Villiers : **1**, feuille et inflorescences ; **2**, bouton floral ; **3**, fleur ; **4**, fleur ouverte ; **5**, pétale ; **6, 7**, anthère ; **8**, fruit ; **9**, graine. (1-7, *Service des Eaux & Forêts Madagascar 11144 SF* ; 8-9, *Capuron 8921 SF*).

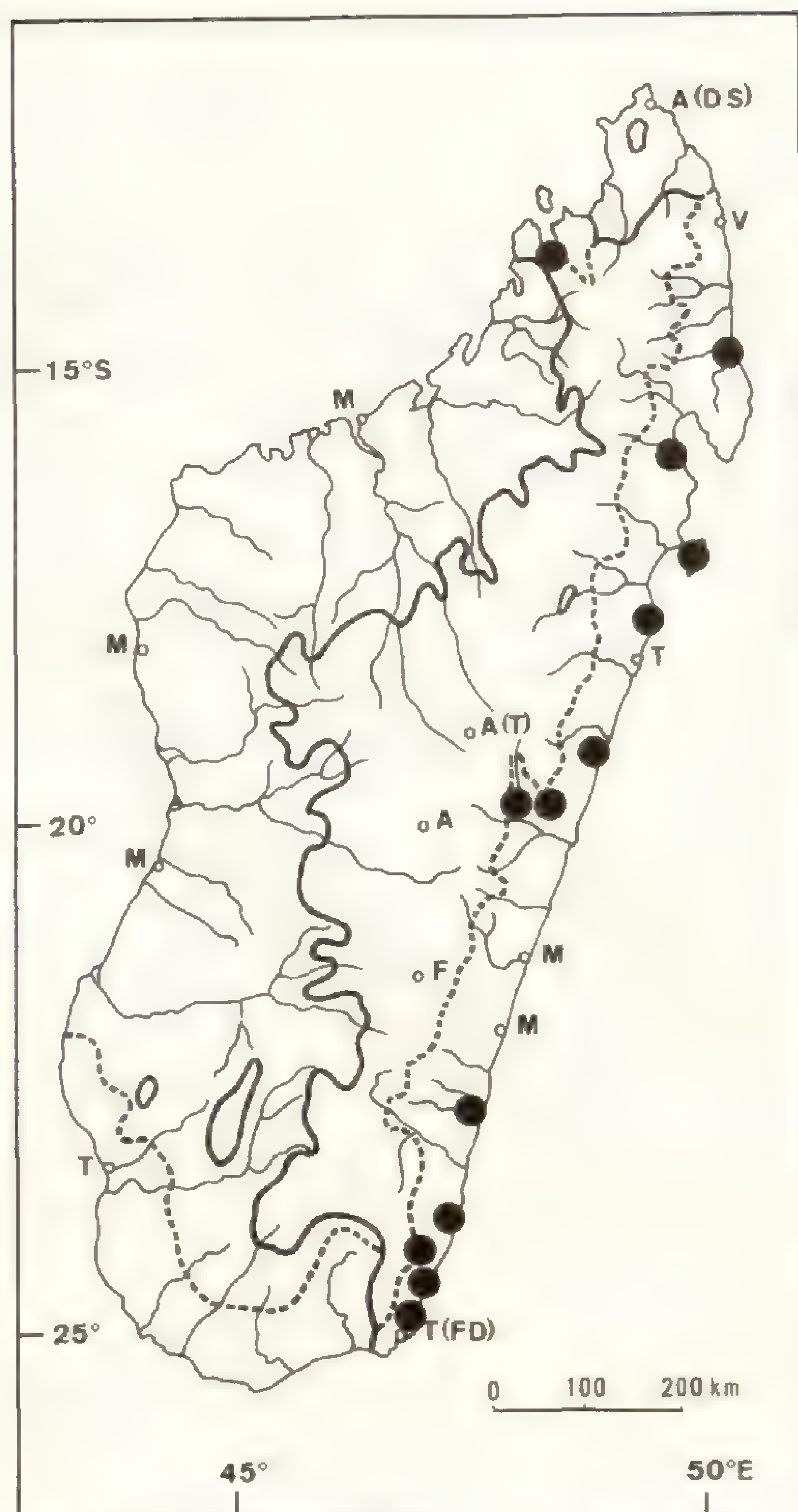


Fig. 2. — Distribution d'**Adenanthera mantaroa** J.-F. Villiers.

Antalaha (fl., sept.), P ; *Service des Eaux & Forêts Madagascar 1392 SF*, Menalamba, Périnet (fl., déc.), P, TEF ; *4191 SF*, Bemangidy, Manantenina, Fort-Dauphin (fl., nov.), P, TEF ; *6312 SF*, Antanamala, Ambila-Lemaitso (fl., oct.), P, TEF ; *6484 SF*, Ambila-Lemaitso (fl., déc.), P, TEF ; *7255 SF*, Tanifotsy, Ambila-Lemaitso (fl., déc.), P, TEF ; *11144 SF*, Amindreliby, Fort-Dauphin (fl., nov.), P, TEF ; *19196 SF*, Morarano, distr. Faranfagana (fl., mai), P, TEF ; *s. col. 138-R-16*, Mandena, TEF.

BIBLIOGRAPHIE

Nielsen, I. & Guinet, Ph., 1992. — Synopsis of *Adenanthera* (*Leguminosae-Mimosoideae*). *Nord. J. Bot.* 12(1) : 85-114, Fig. 1-17.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 231-233.

A new species of *Pleurothallis* (*Orchidaceae*) from French Guyana

C. A. Luer

Summary : A new species of *Pleurothallis* is described from French Guyana. It is distinguished by the small habit ; a short, few-flowered raceme at the base of a narrowly elliptical leaf ; acute sepals with the laterals free at the apex and forming a mentum at the base below the column-foot ; and an obovoid, unguiculate lip.

Résumé : Description d'une nouvelle espèce de *Pleurothallis* de Guyane française. Elle se distingue par sa petite taille ; un racème court, pauciflore, situé à la base d'une feuille elliptique étroite ; des sépales aigus, les latéraux libres au sommet et formant un menton à leur base sous le pied de la colonne ; et un labelle obvoïde onguiculé.

Carlyle A. Luer, 3222 Old Oak Drive, Sarasota, FL 34239, USA. — Research Associate of the Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA.

Of approximately 1,200 species of *Pleurothallis* R. Br. known in the American tropics, only about 40 have been recognized from the Guianas, and only about 26 have been recorded from French Guyana. There is little doubt that more species of the genus known to occur elsewhere will eventually be discovered in these regions.

The present species adds one more to the list. It is a member of section *Brachystachyae* of subgenus *Acianthera* which is distinguished by an usually short raceme of fleshy flowers borne from the base of a thick, sessile leaf. The lateral sepals are more or less connate ; the petals are more or less denticulate ; and the lip is thick and bicarinate, with erect, more or less lobed margins.

Pleurothallis barthelemyi Luer, *sp. nov.*

Inter species sectionis Brachystachyae *subgeneris* Aciantherae, *species haec habitu parvo, racemo paucifloro folio anguste elliptico breviore, sepalis roseis glabris acutis lateralibus base mentosis, petalis acutis minute denticulatis et labello obovoideo apice rotundo minute denticulato base unguiculato distinguitur.*

Type : *C. Luer, J. Luer & D. Barthelemy 12241*, French Guyana, epiphytic in tall, rain forest, Piste St. Elie, alt. 100 m, 13 May 1986 (holo-, MO).

Plant small, epiphytic, caespitose ; roots slender. Ramicauls slender, erect or suberect, 1.5-3 cm long, with a tubular sheath below the middle and 2-3 others at the base. Leaf erect, thickly coriaceous, narrowly elliptical, acute, 4.5-5.5 cm long, 0.8-0.9 cm wide, narrowly cuneate below into the sessile base.

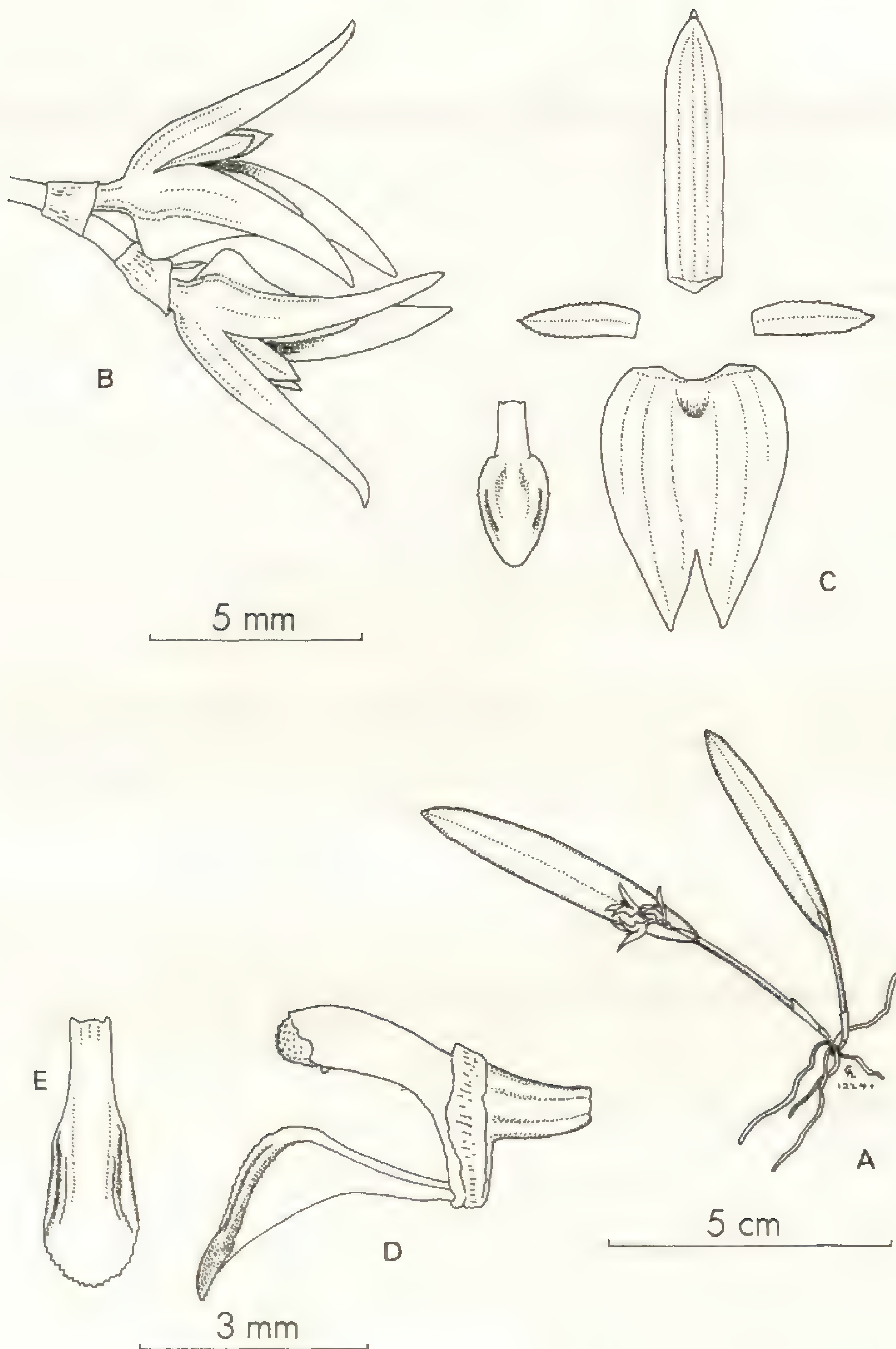


Fig. 1. — **Pleurothallis barthelemyi** Luer : **A**, habit ; **B**, flowers ; **C**, sepals and petals ; **D**, lip, column and ovary, side view ; **E**, lip, front view.

Inflorescence a crowded, simultaneously 2-4-flowered raceme, ca. 1 cm long including the peduncle 5 mm long, from a spathe 3 mm long at the base of the leaf ; floral bracts 2 mm long ; pedicels 0.75 mm long ; ovary 1 mm long ; sepals rose, fleshy, glabrous, the dorsal sepal linear-oblong, acute, 6.5 mm long, 1.6 mm wide, 3-veined, essentially free from the lateral sepals, the lateral sepals connate 3.5 mm to above the middle into a bifid lamina, 6 mm long, 4.5 mm wide, with acute apices, forming at the base a deep mentum below the column-foot ; petals rose, glabrous, linear-oblong, acute, minutely denticulate, 2.8 mm long, 0.75 mm wide, 1-veined ; lip rose, thick, obovoid, slightly arcuate, 3.5 mm long, 1 mm wide unexpanded, 4 mm long, 1.75 mm wide expanded, the apex broadly rounded, minutely denticulate, the sides erect and broadly rounded at and above the middle, the disc with a low pair of denticulate carina within the sides above the middle, the base narrowed, unguiculate, truncate, with minute, rounded, basal lobes at the angles, hinged to the base of the column ; column stout, terete, 2 mm long, the apex short, irregular, with the verruculose tip of the anther-cap protruding, the anther and stigma ventral, the foot stout, 1 mm long.

Only a single plant of this little member of section *Brachystachyae* was found fallen from a tall tree in a coastal forest of French Guyana. A prolonged search failed to produce a second plant. Therefore, this species is probably a dweller in the tops of tall trees which accounts for its apparent rarity. It is distinguished from the other members of the section by the small habit ; a very short, few-flowered raceme of rose-colored flowers borne at the base of a narrowly elliptical leaf ; acute sepals, the laterals with a prominent mentum below the column-foot ; acute, minutely denticulate petals ; and a thick lip with a low pair of minutely denticulate carinae within erect, rounded margins above the middle, and unguiculate below the middle.

Pleurothallis barthelemyi is most closely allied to the relatively frequent and variable *P. brunnescens* Schltr. that is widely distributed from Central America into the Andes. From the later, *P. barthelemyi* is distinguished by a prominent mentum at the base of the lateral sepals, and a lip widest above the middle with much smaller crests, and clawed below the middle.

This species is named in honor of Daniel Barthelemy of the Botanical Institute, Montpellier, France, co-discoverer of this species.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 235-311.

Histoire des *Melastomataceae* d'Afrique

H. Jacques-Félix

Résumé : I. La découverte des *Melastomataceae* a été beaucoup plus tardive en Afrique qu'en Amérique et Indo-Malaisie. Un bref historique en relate les principales périodes et remémore ceux qui en furent les initiateurs.

II. Ce retard a entraîné celui des recherches pluridisciplinaires, de sorte que la connaissance de tous les caractères reste à approfondir. Cependant, une étude de l'androcée, développée ici-même, démontre que les caractères stables de la morphologie staminale sont préférables à ceux des états évolutifs et fluctuants de l'hétérostémonie. La réhabilitation des genres de *Memecyleae* a été explicitée.

III. En l'absence des *Pternandreae* et *Astronieae*, le concept de deux familles, *Melastomataceae* et *Memecylaceae*, serait sans ambiguïté. Il aurait l'avantage de rendre leur homogénéité à ces dernières, et d'en recentrer l'origine dans une région afro-malgache. Il n'y aurait aucune difficulté à regrouper *Osbeckieae-Tibouchineae* et *Sonerileae-Bertolonieae*. Toutefois, une objection est faite quant à une réunion des *Miconieae* et *Dissochaeteae*. Une tribu des *Feliciadamieae* est proposée pour *Feliciadamia*. Le concept des genres et espèces, basé sur l'hétérostémonie, entraînait une taxonomie constamment modifiée. La morphologie staminale, prise comme caractère distinctif, a permis d'éliminer le problème du pseudo-complexe *Osbeckia-Dissotis-Antherotoma*. Le genre *Osbeckia*, surtout asiatique, reste représenté en Afrique par 4 espèces, tandis qu'*Antherotoma*, longtemps considéré comme monotypique, inclut 11 espèces, jusqu'alors attribuées tantôt aux *Osbeckia*, tantôt aux *Dissotis*. Certaines formes néoténiques et osbeckioïdes restent difficiles à classer. Le recensement actuel est de : 7 tribus, 26 genres, ca. 320 espèces. Un statut générique pour les *Dissotis* subg. *Dupineta* et *Heterotis* subg. *Argyrella*, serait souhaitable.

IV. La flore initiale est assurée : a) par un élément paléotropical et un élément est-afro-malgache ; b) par un faible élément néotropical : un *Chaetolepis* (= *Nerophila)* et un *Guyonia*, tous deux tibouchinoïdes. Une seule allogène, *Clidemia hirta*, est naturalisée en Afrique orientale.

V. Les aires de distribution de certains groupes ont facilité le concept de genres homogènes.

VI. La position des centres secondaires de développement confirme la double origine de la flore ; elle révèle la pauvreté de l'Ethiopie, du bassin congolais et de l'Afrique du sud, en paléoendémiques.

VII. Les *Melastomataceae* n'ont guère développé de taxa xérophiles. C'est surtout par néoténie que quelques thérophytes sont adaptées aux minima pluviométriques. L'aire générale, limitée par l'isohyète 500 mm, est décalée vers le sud par le climat saharien. Malgré une plus large tolérance au facteur thermique, nous n'avons pas, en Afrique, d'éléments mésothermes qui auraient pu se développer hors des tropiques. Ils ont été éliminés de la zone subtropicale nord, et n'ont probablement jamais existés en zone subtropicale sud.

VIII. Le manque de documents fossiles rend hypothétique une paléohistoire des *Melastomataceae* africaines. La transgression crétacée serait la première cause de la séparation des populations Est et Ouest, ainsi que de la destruction de quelques phylums paléotropicaux.

Pour une flore mésotherme tertiaire. — La position de la zone équatoriale sur le nord du Gondwana, dès l'Eocène, attestée par les fossiles européens du Miocène, autorise le postulat d'une flore mésotherme, analogue à celle de l'Asie, sur le nord de l'Afrique, avant le Quaternaire. Son anéantissement, par les phases glaciaires du Quaternaire, expliquerait le déficit floristique des *Melastomataceae* de l'Afrique, comparativement à celles d'Indo-Malaisie.

Summary : I. *Melastomataceae* were discovered later in Africa than in America and Indo-Malesia. A brief historical record relates the principal periods and recalls those who were the initiators.
II. This delay led to that of pluridisciplinary researches, so that the knowledge of all the characters remains incomplete. Nevertheless, a study of the androecium, developed here, proves that the stable characters of staminal morphology are preferable to the varying and evolutive states of heterostemony. The rehabilitation of the genera of *Memecyleae* is explained.
III. Without *Pternandreae* and *Astronieae*, the concept of two families, *Melastomataceae* and *Memecylaceae*, would be clear. It would have the advantage of restoring the homogeneity of the latter, and of placing their origin in an afro-madagascan Region. There would be no difficulty in uniting *Osbeckieae-Tibouchineae* and *Sonerileae-Bertolonieae*. However, an objection is made as to the reunion of *Miconieae* and *Dissochaeteae*. A tribe *Feliciadamieae* is proposed for *Feliciadamia*. The concept of genera and species, based on heterostemony, involved a taxonomy constantly modified. Staminal morphology, taken as a distinctive character, eliminates the problem of the pseudo-complex *Osbeckia-Dissotis-Antherotoma*. The genus *Osbeckia*, mainly Asiatic, remains represented in Africa by 4 species, while *Antherotoma*, long considered as monotypic, includes 11 species, formely attributed either to *Osbeckia* or to *Dissotis*. Some neotenic and osbeckioid forms remain difficult to classify. The current census is : 7 tribes, 36 genera, ca. 320 species. A generic statute for *Dissotis* subg. *Dupineta* and *Heterotis* subg. *Argyrella*, would be desirable.
IV. The initial flora is composed of : a) a palaeotropical and an east african-madagascan element ; b) a weak neotropical element : a *Chaetolepis* (= *Nerophila*) and a *Guyonia*, also tibouchinoid. A single allogeneous species, *Clidemia hirta*, is naturalized in East Africa.
V. The areas of distribution of some groups make the concept of homogeneous genera easier.
VI. The position of the secondary centres of development confirms the double origine of the flora ; it shows the poverty of Ethiopia, of the Congolese Basin and of South Africa, in palaeo-endemics.
VII. The *Melastomataceae* have developed few xerophilous taxa. It is mostly by neoteny that some therophytes are adapted to the pluviometric minima. The general area, limited by the 500 mm isohyet, is deplaced towards the south by the Saharan climate. A larger tolerance to the thermic factor, should have favoured a mesothermic flora, which does not exist in Africa. It has been eliminated from the north subtropical zone ; and probably never existed in the south subtropical zone.
VIII. For lack of fossil documents, the palaeohistory of African *Melastomataceae* is hypothetic. The cretaceous transgression would be the first reason for the separation of East and West populations, as well as for the destruction of some palaeotropical phyla.
For a mesothermic tertiary flora. — The position of the equatorial zone on the North of Gondwanaland as far back as the Eocene, attested by European fossils of the Miocene, authorizes the postulate of a mesothermic flora, analogous to those of Asia, in North Africa, before the Quaternary. Its destruction by the glacial periods of the Quaternary would explain the floristic deficit of the African *Melastomataceae*, compared to that of Indo-Malesia.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France. Les demandes éventuelles d'extraits sont à adresser au Secrétariat du Laboratoire. — Adresse privée : 25, rue de St Quentin, 94130 Nogent/Marne, France.

Avant-propos. — Ce travail résulte de ce qu'un Premier Symposium, qui a réuni les principaux spécialistes mondiaux des *Melastomataceae*, s'est tenu les 26 et 27 août 1991 à Washington, en commémoration de la magistrale Monographie d'Alfred Cogniaux.

L'Afrique n'y fut représentée que par ma seule contribution, elle-même réduite à un Résumé.

Il m'a semblé qu'une mise au point plus substantielle, sur l'état de nos connaissances, serait utile à ceux qui vont relancer l'étude de cette belle famille.

Pour ce qui fut fait au cours de ce dernier demi-siècle, je tiens à rendre hommage au Professeur Abelio FERNANDES et à Madame Rosette FERNANDES, dont les travaux conjoints furent un bel exemple de dévouement et de compétence consacrés aux *Melastomataceae* africaines.

Je suis redevable à de trop nombreux correspondants, qui m'ont adressé leurs travaux et tous autres renseignements, pour qu'il me soit possible de les citer. Ils sauront se reconnaître : je les remercie ici.

> La nature elle-même a donné à ces plantes une si étonnante et si capricieuse variété de formes, qu'il semble d'abord impossible de diviser leur ensemble en groupes rationnellement tranchés.
>
> Triana (1872).

Absentes des lieux les plus accessibles, sans intérêt économique, les *Melastomataceae* ne figurèrent que tardivement dans les premières récoltes faites en quelques points côtiers de l'Afrique occidentale et du Sud-Est. Leur histoire, longue et difficile, peut se présenter en trois périodes, jalonnées de quelques publications, significatives mais non exhaustives.

I. INVENTAIRE FLORISTIQUE

PREMIÈRE PÉRIODE : 1783-1891

A. — 1828. A. P. DE CANDOLLE (1778-1841). PREMIER MÉMOIRE SUR LA FAMILLE DES MÉLASTOMACÉES.

C'est probablement à Augustin Pyramus DE CANDOLLE que l'on doit le premier recensement raisonné des *Melastomataceae* du globe, publié à la suite de son Prodrome.

A cette date, l'Amérique est créditée de 50 genres et 633 espèces ; les terres continentales et insulaires d'Indo-Malaisie rassemblent 10 genres et 85 espèces ; la région malgache (Madagascar et Mascareignes) compte 3 genres et 4 espèces ; enfin, on ne connaît de l'Afrique que 8 espèces réparties en 2 genres, non endémiques.

Il est bien évident qu'une telle disproportion résultait du retard des récoltes, limitées à quelques régions côtières de Sierra Léone, aux embouchures du Niger et du Zaïre, et au sud-est africain. En réalité, les espèces connues étaient un peu plus nombreuses, environ 14, car quelques-unes, citées dans le Prodrome, furent omises et quelques autres furent mal localisées.

C'est ainsi que la première Mélastomatacée africaine parvenue en Europe fut *Amphiblemma cymosum* (Schrad. & Wendl.) Naud., décrite dès 1796, au titre de *Melastoma*, sur un spécimen cultivé dans les serres de Hanovre, puis citée et figurée à plusieurs reprises dans divers magazines. Comme « on ne prête qu'aux riches », cette belle plante fut fâcheusement attribuée, durant plusieurs décennies, à la flore américaine. Cependant, également cultivée à Kew, elle avait bien été décrite entre-temps (1806) par SIMS, dans son « Botanical Magazine », comme

Melastoma corymbosa, avec indication exacte de son origine. Cette information avait été également reprise par D. Don en 1823.

Ce fut encore la mésaventure du *Melastomastrum capitatum* (Vahl) A. & R. Fern., que P. Isert (1756-1789) découvrit au Ghana vers 1783-84. Comme ce voyageur n'était rentré en Europe qu'après un détour par les Caraïbes, sa récolte fut intercalée parmi les espèces américaines, et décrite comme telle par Vahl (1797) dans ses « *Ecologae americana* », sous le genre *Melastoma.*

Enfin, ce furent les péripéties du *Dissotis princeps* (Kunth) Triana, relatées par A. & R. Fernandes (1955, 1962*b*)[1]. Ce beau *Dissotis* a probablement été récolté en Angola, vers 1783-85, et déposé au Jardin botanique de Lisbonne. C'est alors qu'intervinrent les autorités napoléoniennes d'occupation. Toujours promptes aux méthodes expéditives, elles ordonnèrent le transfert de ces collections, ainsi que d'autres provenant d'Amérique, au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, où les *Melastomataceae* furent jointes à celles de Bonpland. C'est ainsi que cette plante fut décrite par Kunth[2] en 1823, comme *Rhexia,* américain évidemment. A.P. de Candolle lui-même (1828) en fit bien un *Osbeckia,* sans en suspecter la provenance. C'est seulement Naudin (1850) qui suggéra une origine africaine ; puis Triana (1872) qui en établit l'identité avec une espèce sud-africaine déjà décrite : *Osbeckia eximia* Sond. (1850).

B. — A. Afzelius (1750-1837) et A. Palisot de Beauvois (1752-1820) inaugurent l'histoire des *Melastomataceae* africaines.

La contribution d'Afzelius, de 1792 à 1796, fut beaucoup plus importante qu'elle n'apparaissait au premier recensement de A.P. de Candolle. On lui doit au moins 23 espèces, souvent des types, appartenant à 13 genres et 4 tribus, ce qui constituait un excellent échantillonnage de la famille. Discerner toutes ces espèces, en distinguer 4 chez les *Memecyleae,* dénotait les grandes qualités de ce botaniste, élève de Linné.

Quant à Palisot de Beauvois, arrivé au delta du Niger en 1786, il explore les environs de Wari ; fait un petit tour d'un mois à l'Ile du Prince ; quitte le delta après un séjour de 15 mois ; expédie un herbier en France, en laisse un autre qui sera détruit en 1791 par fait de guerre ; herborise aux escales du Ghana et du Sierra Léone, où il récolte le *Melastomastrum cornifolium* (Benth.) Jac.-Fél. ; fait un détour de 10 ans aux Caraïbes et en Amérique (sa santé ayant été éprouvée au Niger, ce voyage de « convalescence » lui était imposé, car il était proscrit et ne dut qu'aux interventions de A.-L. de Jussieu d'être gracié) ; rentre en France en 1798 et subit, encore une fois, la perte de ses récoltes par fait de guerre. En 1806 il publie la « Flore d'Oware et de Bénin », où sont décrits et figurés *Heterotis decumbens* (P. Beauv.) Jac.-Fél., *Tristemma hirtum* P. Beauv., dont il sut reconnaître les affinités avec *T. mauritianum* J. F. Gmel., que l'on supposait alors endémique des Mascareignes.

Ainsi, Palisot de Beauvois put surmonter toutes ces difficultés et terminer une belle carrière de botaniste. Combien d'autres explorateurs scientifiques, tout aussi valeureux,

1. Dans une première version, A. & R. Fernandes (1955) avaient attribué cette récolte à Manoel Galvâo da Sylva, explorateur du Mozambique. Puis ils estimèrent (1962*b*) qu'elle provenait plus probablement d'Angola et qu'elle était due à Joaquim José da Silva.

2. Le binôme est généralement attribué à Bonpland, alors que la description en fut faite par Kunth (Wickens, 1975).

succombèrent sous les épreuves, comme ce fut le sort des malheureux compagnons de l'Expédition du Zaïre (TUCKEY, 1818).

Ce fut à l'un d'eux, le jeune et talentueux botaniste Christian SMITH (1785-1816), que l'on doit la découverte du deuxième *Tristemma* africain, *T. mauritianum* J. F. Gmel. C'est à cette occasion que R. BROWN insista sur le mode d'estivation des étamines (voir p. 253).

P. THONNING (1775-1848), au cours de son séjour au Ghana de 1799 à 1803, où il devait étudier les plantes utiles, a également récolté quelques *Melastomataceae,* décrites par lui, ou avec SCHUMACHER (1827) : *Heterotis prostata* (Thonn.) Benth. (= *Melastoma prostata* Thonn.) ; *Tristemma hirtum* P. Beauv. (= *Melastoma sessilis* Schum. & Thonn.).

George DON (1798-1856) a herborisé de 1822 à 1823 au Sierra Léone, d'où il devait rapporter des plantes d'agrément. Les *Tristemma albiflorum* et *T. coronatum* ont été décrits d'après ses spécimens. Il a surtout étudié les *Memecyleae* et en a récolté ou nommé 5 espèces (*Gen. Syst. Bot., 1832*).

Les recherches s'étendent vers le sud. L'Angola est visité, de 1783 à 1805, par le botaniste Joaquim José DA SILVA (TEIXEIRA, 1962), à qui l'on doit probablement la récolte du *Dissotis princeps,* dont l'histoire fut bien mouvementée.

Enfin, si David DON ne voyagea pas en Afrique, il rédigea une importante Monographie (1823) où il revint à une conception élargie des genres. C'est ainsi qu'il nomma, comme *Melastoma,* un *Tristemma* endémique récolté par son frère George : *T. involucratum* Benth. (1849).

Il convient de citer ici l'intervention accidentelle de RAFINESQUE [1] dans la systématique des *Melastomataceae* d'Afrique. Ne craignant pas de remanier la taxonomie d'après les publications, il attribua un nom nouveau pour chacun des *Osbeckia* décrits par SMITH sur les spécimens d'AFZELIUS (*Sylva telluriana*, 1838). Ses propositions, qui furent ignorées par la suite, dénotaient cependant un sens analytique évident, et certaines furent opportunément reprises par A. & R. FERNANDES pour quelques subdivisions du genre *Dissotis.*

Ne quittons pas cette époque sans rappeler que l'explorateur, solitaire et clandestin, René CAILLIÉ, à qui fut dédié le genre *Cailliella*, a observé et figuré le beau *Dissotis grandiflora* Benth., lors de son passage en Guinée en 1827 [2].

C. — 1849. G. BENTHAM : FLORA NIGRITIANA ; 1849-1853. CH. NAUDIN : *MELASTOMATACEARUM, Ann. Sci. Nat. (Paris)*, ser. 3, 12-18.

Les récoltes restèrent limitées aux régions côtières, mais s'étendirent du Sénégal à l'Afrique du sud. Le brillant et infortuné Th. VOGEL (1812-1841), pour les éléments forestiers ; J. HEUDELOT (1802-1837) pour les éléments submontagnards du Fouta-Djallon ; S. PERROTTET (1793-1837) pour le Sénégal, apportèrent des unités nouvelles qui conduisirent indépendamment BENTHAM et NAUDIN à rejeter les concepts démesurés des genres *Osbeckia* et *Melastoma.*

1. RAFINESQUE, Constantin-Samuel (1784-1840), d'origine française, a surtout fait carrière aux Etats-Unis, où il a acquis une solide réputation de botaniste fougueux... et surtout très brouillon, donnant beaucoup de « fil à retordre » aux nomenclaturistes.

2. Cf. JACQUES-FÉLIX, H.,1963. — Contribution de René CAILLIÉ à l'Ethnobotanique africaine. *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 10.

BENTHAM établit les genres *Dissotis* et *Heterotis*, avec de bonnes sections, aux dépens de plusieurs des *Osbeckia* de l'Ouest africain ; il nomme une nouveauté : *Dinophora spenneroides*, rapportée de Fernando-Po par Th. VOGEL.

NAUDIN crée les genres suivants :

1. *Amphiblemma*, pour *Melastoma cymosum*, et le restitue à son origine africaine.

2. *Argyrella*, pour un *Osbeckia* d'Afrique du sud (*O. canescens*, qui avait été décrit en 1840, d'après un spécimen cultivé dans les serres d'Edimbourg).

3. *Melastomastrum*, pour le *Tristemma erectum* Guill. & Perr., qui dut être mis en synonymie de *Melastoma capitata* Vahl, dont nous avons vu que le type avait été récolté par ISERT au Ghana.

4. *Osbeckiastrum*, sur une plante d'HEUDELOT, mais celle-ci était identique au *Dissotis grandiflora*, ainsi que BENTHAM l'avait suggéré [1].

Il nomme encore deux genres pour des nouveautés :

5. *Guyonia tenella ;*

6. *Nerophila gentianoides* [2], rapportées du Djallon par HEUDELOT, qui avait atteint ces régions en remontant la Falémé, affluent du Sénégal, et est décédé au cours de ces voyages.

Enfin, ces deux auteurs maintiennent le genre *Spathandra* de GUILLEMIN & PERROTTET, publié et illustré dans leur « *Florae Senegambiae Tentamen* » (1830-33). Ils le distinguent du genre *Memecylon*, soit en raison de ses feuilles 3-nerviées et d'un embryon un peu différent (BENTHAM) ; soit en raison de ses inflorescences terminales (NAUDIN).

Cette étape fut donc enrichissante, tant par la qualité des récoltes que par le renouvellement de la taxonomie, grâce à deux botanistes de talent : George BENTHAM et Charles NAUDIN.

D. — 1871. HOOKER F., *IN* OLIVER : FLORA OF TROPICAL AFRICA (F.T.A.) ; 1871 (JAN. 1872). TRIANA : LES MÉLASTOMACÉES.

Bien que ces auteurs se fussent concertés, il y eut quelques malentendus de priorité [3]. Cette étape fut très importante pour la taxonomie, car l'influence de la F.T.A. auprès des botanistes africains, allait imposer les concepts définis par le « *Genera Plantarum* » : Melast. t.1, 1867. En effet, HOOKER, qui était chargé des *Melastomataceae* de cet ouvrage, avait déjà, dans une intention pragmatique, regroupé, sur la seule base du dimorphisme staminal, les genres *Argyrella*, *Melastomastrum* et *Dissotis*. C'est-à-dire que les seules *Osbeckieae* homostaminées étaient maintenues comme *Osbeckia*. Ce fut la cause de bien des difficultés en raison de la variabilité de ce caractère.

1. La critique a été souvent faite que l'œuvre de NAUDIN se trouvait tronquée pour n'avoir étudié que le matériel de Paris. Ainsi, il a seulement cité les *Osbeckia*, décrits par J. E. SMITH, qu'il ne connaissait que par le Prodrome de DE CANDOLLE.

2. Exactement *Chaetolepis gentianoides* (Naud.) Jac.-Fél., p. 272.

3. TRIANA avait présenté son travail dès 1867 devant la Linnean Society. La publication, datée de 1871, ne fut effectivement livrée qu'en janvier 1872, après le vol. II de la F.T.A. (juillet 1871).

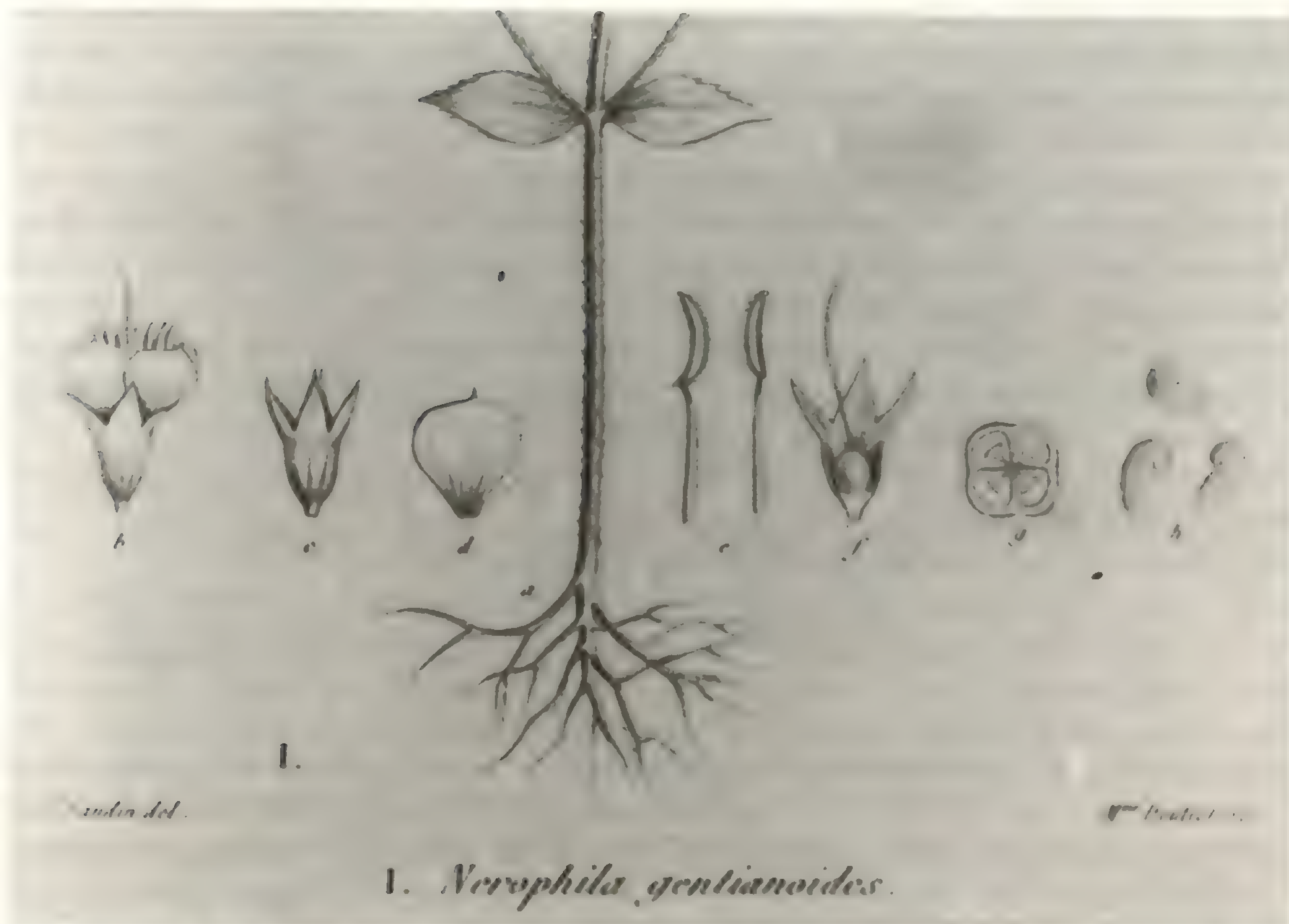




Fig. 1. — **Chaetolepis** : haut, **Ch. gentianoides** (Naud.) Jac.-Fél., d'Afrique ; bas, **Ch. alpina** Naud., d'Amérique. D'après NAUDIN, 1849-50. Voir texte p. 272.

La démarche de TRIANA fut presque inverse. Après un examen critique de la morphologie staminale, et prenant pour critère le moindre allongement du connectif, il fit passer tous les *Osbeckia* africains dans le genre *Dissotis*.

En marge de ces débats, les vaillants et sagaces Ch. BARTER (....-1859), puis G. MANN (1836-1916), explorent les sommets de l'Ouest africain : Cameroun, Fernando-Po, San Tomé, etc., et en rapportent les *Calvoa, Dicellandra, Medinilla,* ainsi que des espèces nouvelles de *Dissotis, Memecylon,* etc. HOOKER reconnaît un nouveau genre pour une belle Osbeckiée arbustive des récoltes d'AFZELIUS : *Dichaetanthera echinulata* (Hook. f.) Jac.-Fél. (= *Sakersia echinulata* Hook. f.). Ce sont encore des espèces d'Afrique orientale et du sud qui enrichissent le genre *Dissotis* de formes nouvelles. Enfin, TRIANA démontre l'identité du *Dissotis eximia* (= *Osbeckia eximia* Sond.) d'Afrique du sud et de l'*Osbeckia princeps*, supposé d'Amérique, qu'il rend ainsi à son origine (p. 238) et en rétablit la nomenclature exacte.

Avec 13 genres et 53 espèces, la « Flora of Tropical Africa » donnait déjà une bonne représentation de la famille.

Ajoutons encore l'importante contribution didactique de BAILLON (1879).

E. — 1891. A. COGNIAUX, *IN* A.C. DE CANDOLLE, *MONOGRAPHIAE PHANEROGAMARUM* : 7, *MELASTOMACEAE.*

Cette période de 20 années n'a guère apporté de matériaux inattendus. COGNIAUX précise lui-même qu'il n'a eu à établir que quelques genres, dont un seulement pour l'Afrique : *Barbeyastrum,* qui deviendra synonyme de *Dichaetanthera* que l'on supposait alors exclusivement malgache.

En revanche, il nommera un bon nombre d'espèces qu'il dédiera tant à des explorateurs de la stature de WELWITSCH qu'aux accompagnateurs ou résidents de l'Angola, du Gabon et du Congo : *Dissotis welwitschii* ; *D. brazzae* [1] ; *D thollonii* ; *D. hensii* ; *Heterotis* (*Dissotis*) *buettneriana* ; *Amphiblemma soyauxii,* etc. Il nomme aussi un *Amphiblemma acaule,* rapporté ultérieurement aux *Cincinnobotrys.*

En conclusion, en ce qui concerne l'Afrique, la grande œuvre d'Alfred COGNIAUX se trouvait close à l'époque même où l'exploration profonde du Continent préparait une nouvelle étape.

DEUXIÈME PÉRIODE : 1891-1950

Ce fut toujours l'aspect utilitaire qui motiva la présence, parfois jugée encombrante, de botanistes auprès des missions d'exploration. Puis, avec la période coloniale, ce motif devint prioritaire et ce fut souvent des botanistes qui dirigèrent les missions.

F. — 1898. E. GILG *IN* MONOGRAPHIEEN AFRIKANISCHER : II. *MELASTOMACEAE.*

Cette époque est surtout marquée par les contributions des explorateurs et botanistes allemands (WALTHER, 1965), qui rassemblent un matériel de choix : STUHLMANN, l'heureux

1. Dédié à Jacques S. DE BRAZZA, frère de Pierre. A également récolté *Tristemma mauritianum.*

prospecteur des Mts. Uluguru en Tanzanie ; PREUSS, DINKLAGE puis ZENKER [1], au Cameroun (LETOUZEY, 1968) ; SOYAUX au Gabon, etc. Ils découvrent les *Gravesia* (= *Orthogoneuron*), *Cincinnobotrys, Preussiella, Ochthocharis* (= *Phaeoneuron*), *Medinilla* (= *Myrianthemum mirabile*), auxquels s'ajoutent nombre de *Memecylon* et beaux *Dissotis*, qui seront décrits par GILG.

Cet ouvrage de GILG, en s'appuyant sur les publications de KRASSER (*in Nat. Pflanzenfam.*, 1893), de TAUBERT (*in Pflanzenwelt Ostafrikas*, 1895), et sur le Supplément du Pflanzenfam. (1897), fut un événement majeur dans la connaissance des *Melastomataceae*. Le progrès fut considérable. De sorte que, avec 23 genres et 230 espèces, et malgré quelques réductions ultérieures, la physionomie de cette famille en Afrique était acquise. Cette Monographie en est restée la référence obligée pour tout le Continent : il n'y en aura pas d'autre.

G. — 1898-1950. LES SPÉCIMENS AFFLUENT DANS LES HERBIERS D'EUROPE.

Ce sont d'abord des Missions lourdes, conduites par des professionnels, qui sillonnent l'Afrique : A. CHEVALIER trace son itinéraire du Gabon au Tchad (1902-04) ; J. MILBRAED traverse la forêt équatoriale de part en part (1907-08), pour ne citer que ces deux exemples. Puis, les expéditions seront souvent plus circonscrites : massifs montagneux, parcs naturels, territoires administratifs, etc. Parfois l'objectif sera ouvertement économique et spécialisé : inventaire des bois utiles, plantes à caoutchouc, etc.

Enfin, ce sont des résidents, botanistes d'inclination, qui seront des collectionneurs efficaces en prospectant hors des itinéraires et en furetant dans les stations-refuges à la recherche des endémiques. Citons, par exemple, la découverte du *Dissotis leonensis* par Ch. E. LANE POOLE, officier forestier au Sierra Léone. Il n'est pas possible de nommer tous ceux qui ont enrichi les collections des *Melastomataceae*. Beaucoup d'entre eux ont eu leur nom associé à celui des espèces qu'ils ont découvertes. L'un d'eux, correspondant du Professeur CHEVALIER, tout en poursuivant ses activités dans les Services agronomiques, se spécialise dans la recherche des *Melastomataceae* de Guinée à partir de 1932. Il découvre un *Cincinnobotrys* (= *Bourdaria*), dont l'aire est très éloignée de celles des autres espèces ; puis une Osbeckiée, paléoendémique très localisée, type du genre *Cailliella*.

Plus fâcheusement, cette époque fut celle de publications hâtives par des membres de différentes nations occupantes : listes de récolte, descriptions d'espèces sont dispersées dans des compte-rendus de mission, des catalogues régionaux, des périodiques, etc., E. de WILDEMAN décrit ainsi les nombreuses espèces de *Melastomataceae* qui lui parviennent du Congo. C'est encore trop tôt pour les monographies, de sorte que les espèces s'ajoutent dans certains genres qui sont au comble de la confusion.

Cependant, quelques Flores régionales d'une certaine ampleur, comme la « Flora of West Tropical Africa » (1927-1936), rétablissent un peu d'ordre et réduisent quelques noms superflus. Les premières révisions font apparaître des genres de liaison entre Madagascar et l'Afrique : *Dichaetanthera* = *Sakersia*, par exemple.

1. A poursuivi ses récoltes, avec une bonne représentation des *Melastomataceae*, dans le S. W. du Cameroun, jusqu'en 1922.

TROISIÈME PÉRIODE : 1950-1991

H. — Les conditions et méthodes de travail s'améliorent. Des spécialistes interviennent.

La création d'herbiers régionaux, animés par des botanistes africains, le désir des gouvernements de disposer de Flores nationales, la participation accrue de chercheurs de nationalités diverses et l'amélioration de leurs rapports sous l'égide de l'A.E.T.F.A.T. [1], etc., ont favorisé l'étude des *Melastomataceae*.

Les prospections sur le terrain apportent encore de précieuses nouveautés : plusieurs petites *Sonerileae*, qui seront regroupées dans le genre *Cincinnobotrys* ; *Feliciadamia* Bull. (= *Adamea* Jac.-Fél.), découvert par J. G. Adam (p. 277) ; *Dionychastrum* A. & R. Fern., découvert par H. J. Schlieben, à qui l'on doit de belles récoltes d'Afrique orientale ; *Pseudosbeckia* A. & R. Fern. Et aussi de nombreuses espèces chez les *Amphiblemma*, *Dissotis*, etc.

Toutefois, cette période a surtout été marquée par les travaux de taxonomie de A. & R. Fernandes et de Jacques-Félix, ainsi que par les tardives recherches pluridisciplinaires.

Avancement des Flores. — La parution des Flores régionales est très inégale. Les retards les plus fâcheux, pour ce qui nous concerne, sont ceux de l'Afrique Centrale (Zaïre), dont l'inventaire est cependant très avancé, et de la Guinée équatoriale, que l'on peut considérer comme mal explorée. Nous n'avons cité ici que les ouvrages les plus intéressants pour les *Melastomataceae*. Un excellent historique de l'exploration botanique de l'Afrique [2], ainsi que les références des Flores récentes, ont été publiés par Lebrun & Stork (1991, Vol. I).

II. CONTRIBUTIONS À LA CONNAISSANCE DES CARACTÈRES NOUVEAUX ET CLASSIQUES

En raison de leur recensement tardif, les *Melastomataceae* d'Afrique n'ont guère été concernées par les premières études d'intérêt général : anatomie, caryologie, embryologie, etc. Le même constat de carence s'applique également à la morphologie « traditionnelle », dont une connaissance sommaire ne suffit plus aux exigences de la classification.

C'est ainsi que Seringe (1828), dans une présentation didactique de l'organographie ne se réfère à aucune espèce africaine. Lignier (1887), dans ses minutieuses recherches d'anatomie, ne cite qu' *Amphiblemma cymosum*, grâce à ce que cette espèce figurait dans les serres. Dix ans plus tard, Palézieux (1899), qui a pourtant étudié la structure foliaire de 140 espèces, n'en mentionne que 11 d'origine africaine, dont 2 *Memecylon* sur 9. Enfin, plusieurs auteurs (Pflaum, Jacob de Cordemoy, etc.) se sont consacrés à des groupes non africains.

Le plus souvent, les botanistes ne se préoccupaient guère d'appliquer leurs résultats à la systématique des genres et espèces. C'est à van Tieghem (1891*a*) que revient le mérite d'une

1. Association pour l'Etude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale.

2. Pour des récits plus détaillés sur l'exploration botanique de l'Afrique : C .R. IV^{e} Réunion A.E.T.F.A.T., 1961. *Junta. Invest. Ultramar*, Lisbonne (1962).

première classification anatomique. Elle était basée sur le mode de distribution des méristèles [1] et entraînait des bouleversements qui n'eurent pas l'agrément des systématiciens. COGNIAUX l'exécute in extremis (1891 : 1196), laconiquement mais sans détour : « je dois conclure que les caractères anatomiques, loin d'être toujours en accord avec ceux qu'il nomme *caractères extérieurs* (...), présentent fréquemment avec ceux-ci une contradiction absolue ».

L'enthousiasme de VAN TIEGHEM le conduisit, il est vrai, à considérer ces caractères comme primordiaux. De plus, quelques résultats furent faussés par la technique, comme j'ai eu à le montrer à propos des *Dichaetanthera* (1955), dont les méristèles corticales sont précocement évacuées par le phellogène. En conclusion, la mésostélie des *Melastomataceae* n'est pas un caractère négligeable. VAN TIEGHEM (1891*b*), toujours dans ce même esprit d'anatomiste classificateur, a proposé une classification des *Memecyleae*, d'après la structure des feuilles, dont le mérite a été reconnu par VLIET (1981) et autres auteurs.

La meilleure contribution à une connaissance approfondie des *Melastomataceae* est celle de ZIEGLER (1925). S'il n'a observé que trois espèces africaines : *Heterotis rotundifolia, Melastomastrum segregatum,* et *Calvoa orientalis*, il a apporté sur chacune d'elles des résultats essentiels sur le développement et les structures de la fleur et de la graine (p. 253).

Par la suite, les études portent généralement sur des sujets plus précis.

CARYOLOGIE

C'est de 1952 à 1983 que le Professeur Cl. FAVARGER, s'est intéressé aux *Melastomataceae* d'Afrique. Dès sa première contribution (1952) il a élargi le cadre de ses recherches à la cytologie générale, à la biologie des germinations de quelques espèces, complètant ainsi les résultats de ZIEGLER, ou en apportant de nouveaux. En caryologie, il n'a pas seulement publié ses comptages chromosomiques, mais il a lui-même fait œuvre de classificateur hardi et perspicace. Ses propositions, surtout pour les *Osbeckieae*, ont conforté les taxonomistes dans leur décision de démembrer le genre *Dissotis*.

Enfin, FARRON & FAVARGER (1983-84) ont encore ajouté quelques résultats importants : caractère subbimodal du caryotype chez *Amphiblemma ciliatum* et *A. cymosum* ; nature probablement hybride du *Dissotis glaberrima*, etc.

Quant aux *Memecyleae*, non seulement les observations de FAVARGER furent très restreintes, mais leur caryologie est à reprendre entièrement sur la base de nouveaux concepts génériques.

ÉMERGENCES ET INDUMENT DE L'HYPANTHE

Certes, les premiers anatomistes ont bien inventorié les différents éléments du trichome des organes végétatifs et parafloraux, mais les espèces africaines n'étaient guère concernées.

L'ornementation de l'hypantho-calice, telle qu'elle est habituellement décrite, comporte deux sortes de productions : 1, les émergences appendiculaires, qui sont propres à l'hypanthe et peuvent être elles-mêmes indumentées (Fig. 2, *A*) ; 2, l'indument épidermique également présent sur les organes végétatifs.

1. Méristèles : faisceaux vasculaires, complets ou non, qui se détachent des trajets habituels, pour passer dans l'écorce ou la moelle. VAN TIEGHEM a reconnu 4 types de structure : adesme, myélodesme, dermodesme, dermomyélodesme. Ce sont généralement les méristèles corticales qui déterminent l'alature des tiges.

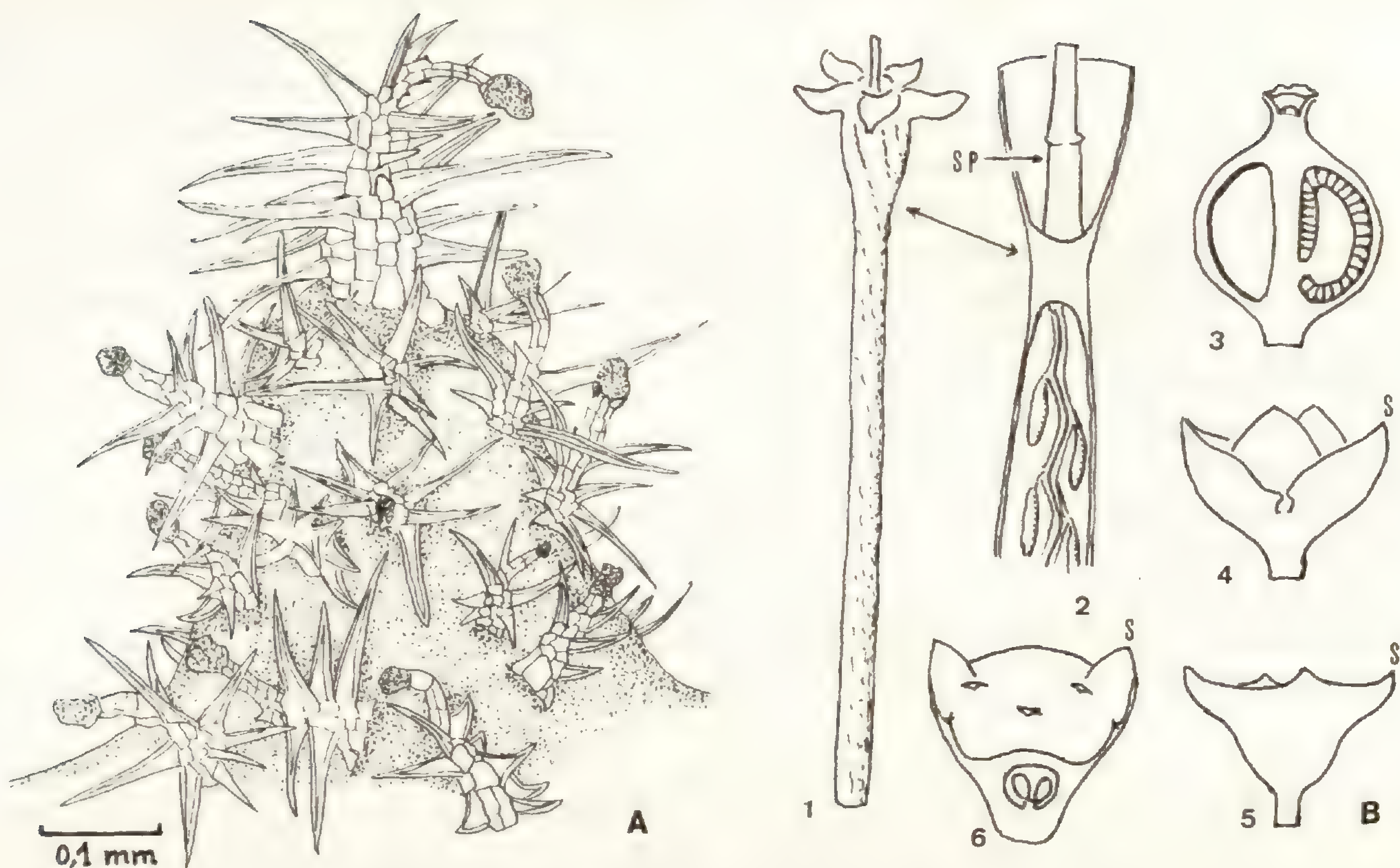


Fig. 2. — **A**, émergence hypanthiale de **Dissotis leonensis** (d'après FEISSLY, 1964). — **B**, schémas : **1**, fleur « onagroïde » de **Feliciadamia stenocarpa** ; **2**, détail montrant l'hypogynie absolue ; **3**, hypogynie chez **Medinilla mirabilis** ; **4**, estivation imbriquée du calice chez **Warneckea madagascariensis** Jac.-Fél. ; **5**, type d'estivation le plus fréquent chez les **Memecylon** ; **6**, estivation imbriquée et obdiplostémonie chez **Lijndenia barteri**. (S, lobes sépalaires ; SP, stylophore).

Cette distinction a été confortée par CHADEFAUD (1955), qui a homologué les émergences à des sépalules. C'est-à-dire : qu'elles sont en disposition cyclique et que le nombre des verticilles est souvent constant chez une même espèce ; que leur formation est basipète, les intersépalaires étant les premières et les plus développées, tandis que ce sont celles de la base qui disparaissent lorsqu'il y a réduction évolutive de leur nombre. Toutefois, on peut penser que les émergences annulaires des *Tristemma* échappent à cette définition.

FEISSLY (1964) a inauguré l'utilisation de ces caractères pour l'étude de quelques *Osbeckieae*. Après avoir précisé la structure et la morphologie des principaux éléments (émergences, poils massifs ou glanduleux), et décrit les modalités de leurs arrangements, elle a donné de bonnes conclusions sur le classement et la phylogénie de ces quelques taxa. Sans connaître le travail de CHADEFAUD, elle a également fait le rapprochement entre les émergences des *Melastomataceae* et celles de certaines *Rosaceae* (*Agrimonia*). Pour cet auteur, la profusion des émergences est archaïque, tandis que la glabrescence est évoluée.

Nous-même (1976*b*) avons ajouté quelques précisions sur les émergences annulaires des *Tristemma* et avons surtout attiré l'attention sur la variabilité de leur nombre chez plusieurs espèces. En 1981 (*a* : 414) nous avons proposé trois principaux types d'indument chez les *Osbeckieae*.

CARACTÈRES FOLIAIRES

A. — SCLÉRITES.

Ce n'est qu'en 1978 que RAO, spécialiste des sclérites, et JACQUES-FÉLIX, ont étudié ces particularités vasculaires chez les *Memecyleae*. La distinction de trois types a conforté JACQUES-FÉLIX dans le rétablissement de genres qu'il avait antérieurement distingués sur d'autres bases. Les *Warneckea* sont souvent dépourvus de ces productions, ou ne présentent, selon les espèces, que quelques sclérites dispersées. *Lijndenia* et *Spathandra* sont respectivement bien caractérisés, tandis que les *Memecylon* examinés ne sont pourvus que du seul type de sclérites filamenteuses. Toutefois, l'observation sommaire d'une espèce inédite, permet d'assurer qu'il existe d'autres types de sclérites chez les *Memecylon* africains, comme c'est le cas pour ceux de Madagascar et d'Asie.

B. — NERVATION. — LES *MEMECYLEAE* ONT UNE NERVATION ACRODROME OCCULTÉE.

La nervation est souvent utilisée en priorité dans les clés de détermination des *Memecyleae*. Or, les expressions utilisées ne sont pas toujours conformes aux structures réelles masquées par l'opacité des feuilles. Ainsi, la plupart des auteurs opposent la nervation acrodrome des *Melastomatoideae* à une nervation qui serait pennée, ou, au mieux, brochidodrome, chez les *Memecyloideae*, alors que cette nervation est également acrodrome. C'est LIGNIER qui fit cette première remarque sur l'unité de structure chez ces deux sous-familles (1887 : 320). « ... Dans ce cas les petites nervures marginales de la feuille du *Memecylon clausiflorum* [1] seraient homologues des 1ères nervures principales latérales des Mélastomées ».

Cette opinion a été confirmée (JACQUES-FÉLIX et al., 1978) par les études de la vascularisation réelle des feuilles éclaircies et de l'anatomie des pétioles. Les nervures acropètes ne procèdent donc pas du bouclage des nervures transversales étagées sur la médiane, comme c'est le cas chez les brochidodromes, car leur origine caulinaire est confirmée par leur présence dans les pétioles. Cette structure initiale peut se diversifier et conduire à autant de types secondaires de nervation.

L'expression par laquelle nous indiquions que le type acrodrome évoluait vers le type « brochido-morphe » avait attiré cette juste remarque de JOHNSON & BRIGGS (1984) qu'en phylogénie, c'est le type penné, ou brochidodrome, qui est le plus ancien. Nous en sommes bien d'accord. Mais le processus évolutif que nous invoquions n'implique que deux états d'un même type. Nous voulions dire que le type acrodrome **évident** des *Warneckea* et *Spathandra* est primitif, tandis que le type des *Memecylon*, supposés « uninerviés », en est **dérivé** par dégradation, occultation, des nervures marginales.

Nous confirmons l'unité d'une nervation acrodrome chez les *Memecyleae* africaines, dont les ultimes nervilles sont toujours parallèles à la marge entière (JACQUES-FÉLIX et al., 1978 : p. 4).

Plus récemment, KLUCKING (1989), qui n'a apparemment pas eu connaissance du travail précédent, ne trouve pas non plus de différence majeure entre les nervations des deux familles :

1. *Memecylon cumingianum* Presl., des Philippines ?

« Most of the species of *Melastomataceae* and *Memecylaceae* have acrodromal secondary venation » (p. 268). Ce n'est que pour deux *Memecylon* qu'il propose un type particulier dont les acrodromes sont particulièrement ténues et peu ou pas visibles.

Ce gros atlas semble surtout destiné aux paléobotanistes désireux d'identifier les empreintes fossiles. La typologie en est très poussée : 4 types principaux, subdivisés en une cinquantaine de catégories secondaires. Comme l'auteur en convient lui-même, on peut y relever passablement d'erreurs, ou d'approximations, inhérentes à toute étude aussi vaste, basée sur du matériel d'herbier dont l'étiquetage n'est pas toujours irréprochable. Cela pour conclure qu'une typologie foliaire des espèces africaines, intégrant les différents caractères : nervation, sclérites, inclusions, indument, etc., reste à établir.

C. — Pour une typologie globale des caractères foliaires.

C'est ce qu'ont entrepris Mentink & Baas (1992) qui ont étudié 179 espèces de *Crypteroniaceae, Memecylaceae* et *Melastomataceae*. Ils ont sélectionné 33 caractères portant sur les types de stomates, les inclusions, les sclérites, la structure des faisceaux vasculaires, et surtout l'indument dont ils ont distingué 14 types, décrits et figurés (dessins et photos). Les *Memecylaceae* (concept proposé par les auteurs) se remarquent par leur glabréité générale, à l'exception de *Votomita* (genre néotropical). Rappelons que *Spathandra blakeoides* (non vu par les auteurs) est indumenté sur les organes parafloraux et que la var. *fleuryi*, de Côte d'Ivoire, porte ce même type d'indument (poils unisériés) sur les nervures foliaires (Jacques-Félix , Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 8 (2) : 148-150, 1935 ; Jacques-Félix & Mouton, 1980 : pl. III) ; analogie qui n'implique aucun rapprochement avec *Votomita*. Le travail préliminaire de Mentink & Baas, qui ne porte que sur une quinzaine d'espèces africaines, ainsi que celui de Wurdack (1986) sur les espèces américaines, montrent la valeur systématique du trichome hypanthial et foliaire. Une telle étude serait à faire en Afrique, où les *Disssotis* offrent une gamme étonnante de l'ornementation des hypanthes, ainsi que cela apparaît aux illustrations de Wickens (1975 : pl. 8 à 12).

SÉMINOLOGIE

Des études appréciables ont été faites par Ziegler (1925) et Favarger (1952) sur quelques espèces seulement. La morphologie, en tant que caractère, a été utilisée très tôt par les classificateurs. de Candolle (1828) la mettait au premier rang pour diviser les *Melastomataceae* en deux groupes seulement :

1. Graines cochléaires, hile orbiculaire, embryon courbe.
2. Graines ovales ou anguleuses, hile oblong, embryon droit.

Nous en sommes restés à ce niveau sommaire, alors que la diversité des types est beaucoup plus importante. Ainsi, les graines d'*Osbeckieae* ne sont pas toutes cochléaires ; celles de certains *Heterotis* sont manifestement arillées, etc. Enfin, à part quelques exceptions, l'ornementation du tégument séminal n'a été l'objet d'aucune recherche méthodique malgré son intérêt pour la classification [1] (Fig. 3).

1. Selon l'exemple de Whiffin & Tomb (1972) pour les *Melastomataceae* à fruits capsulaires du Nouveau Monde.

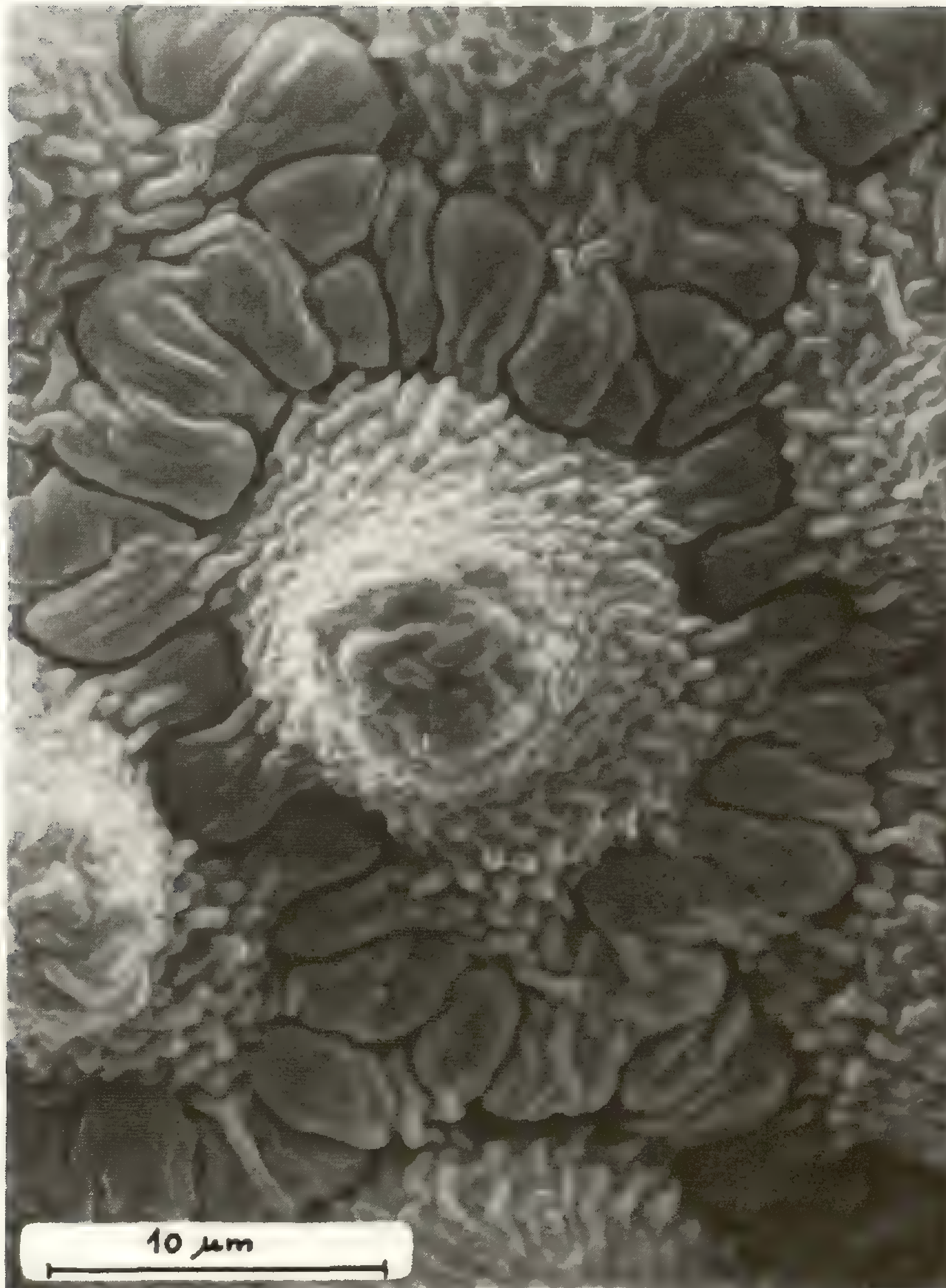


Fig. 3. — Détail du tégument séminal d'**Osbeckia togoensis** (photo LEUENBERGER ; d'après JACQUES-FÉLIX & LEUENBERGER, 1980). La précision de cette structure fait comprendre l'intérêt des caractères séminaux.

BLASTOGÉNIE

Les caractères morphologiques de la plantule (embryon) et de son déploiement germinatif, n'ont jamais été étudiés pour une application à la systématique.

En ce qui concerne les *Memecyleae*, par exemple, on ne faisait que de simples allusions à ce caractère, jugé négligeable. Or, nous avons montré (1977*b*) que 4 types de plantules permettent de réhabiliter autant de taxa qui, préalablement établis sur d'autres bases, avaient été confondus dans le genre *Memecylon*.

Quelle est la valeur systématique de la blastogénie ?

La plantule, étape transitoire du développement chez les Sporophytes, pose de difficiles questions d'ordre général. Non seulement, sa diversité morphologique échappe au cadre d'une évolution orthodrome, mais aussi elle conduit à l'existence de plusieurs types au sein de familles

réputées homogènes. Certes, il y a chez les *Melastomataceae*, quelques caractères unitaires : graines sans albumen, position accombante des cotylédons dès que la plantule est courbe, etc. C'est probablement cette dernière particularité qui est à l'origine de l'inégalité évolutive des cotylédons, dont les conséquences peuvent être considérables chez les espèces cryptocotylaires (Fig. 4).

Cependant, selon VLIET et al. (1981), les caractères xylologiques des *Memecyleae* d'Afrique ne justifieraient pas leur subdivision. Cela n'est pas une raison suffisante. Car, si les caractères conservateurs du bois confirment l'homogénéité de cette tribu (ou famille), les caractères des plantules confirment l'homogénéité respective des genres distingués dans cette tribu. C'est le « credo » des systématiciens, selon lequel un bon genre ne doit inclure qu'un seul type de plantule.

XYLOLOGIE

Les *Melastomataceae* africaines sont correctement représentées dans les diverses contributions de VLIET, puis VLIET et al. (1981), dont les conclusions s'accordent assez bien avec la classification traditionnelle (voir *Ochthocharis,* p. 278), bien qu'elles ne confirment pas nos subdivisions chez les *Memecyleae.*

Le liber inclus, qui n'est souvent qu'un caractère spécifique chez certains autres groupes, est plus significatif pour notre famille, en raison de la régularité de sa distribution : 1, toutes les *Memecyleae* ont ce caractère ; 2, toutes les autres *Melastomataceae* en sont dépourvues (VLIET & BAAS, 1985 : Fig. 5). En fait, les *Memecyleae* sont également caractérisées « par leurs fibres non cloisonnées, à ponctuation aréolée et par leurs vaisseaux isolés en grande majorité ou en totalité » (DÉTIENNE, 1988 : 11).

Liber inclus chez une *Osbeckieae*. — *Dissotis leonensis* fait exception à la règle ci-dessus. C'est dès 1952 que D. NORMAND, anatomiste réputé des bois tropicaux, a reconnu, sur le spécimen *5551* (C.T.F.T.), identifié à *Dissotis leonensis* par comparaison avec *Jacques-Félix 412*, « la présence de liber intraligneux sous forme d'îlots allongés tangentiellement et pouvant atteindre 650 µm ». Malheureusement cette observation n'a jamais été publiée. Selon JOHNSON & BRIGGS (1984) ce n'est pas facile de reconnaître le sens évolutif de ce caractère. Mais, puisqu'il est apparu très tôt chez les *Memecyleae* (VLIET et al., 1981), elles-mêmes primitives, il serait plésiomorphe [1]. En conséquence, *Dissotis leonensis* serait un taxon relictuel (p. 303).

PALYNOLOGIE

Les difficultés qu'éprouvent les botanistes du Quaternaire, et autres utilisateurs, à identifier les pollens des *Melastomataceae*, tiennent à ce qu'ils ne disposent pas d'une étude palynologique exhaustive et critique de cette famille. En effet, hormis les observations spécialisées de GUERS (1969, 1971, 1974) qui concernent la plupart des genres, il n'y a que quelques examens incidentiels.

1. L'état plésiomorphe du liber inclus serait confirmé par la comparaison entre bois fossile et actuel d'une même lignée d'Ombellifère (DECHAMPS, R., 1977). Un cas intéressant d'évolution entre une espèce fossile arborescente et son correspondant actuel : *Steganotenia araliacea* (Ombel.) *in Sympos. Inter. Ombell.*, Perpignan : 207-212.

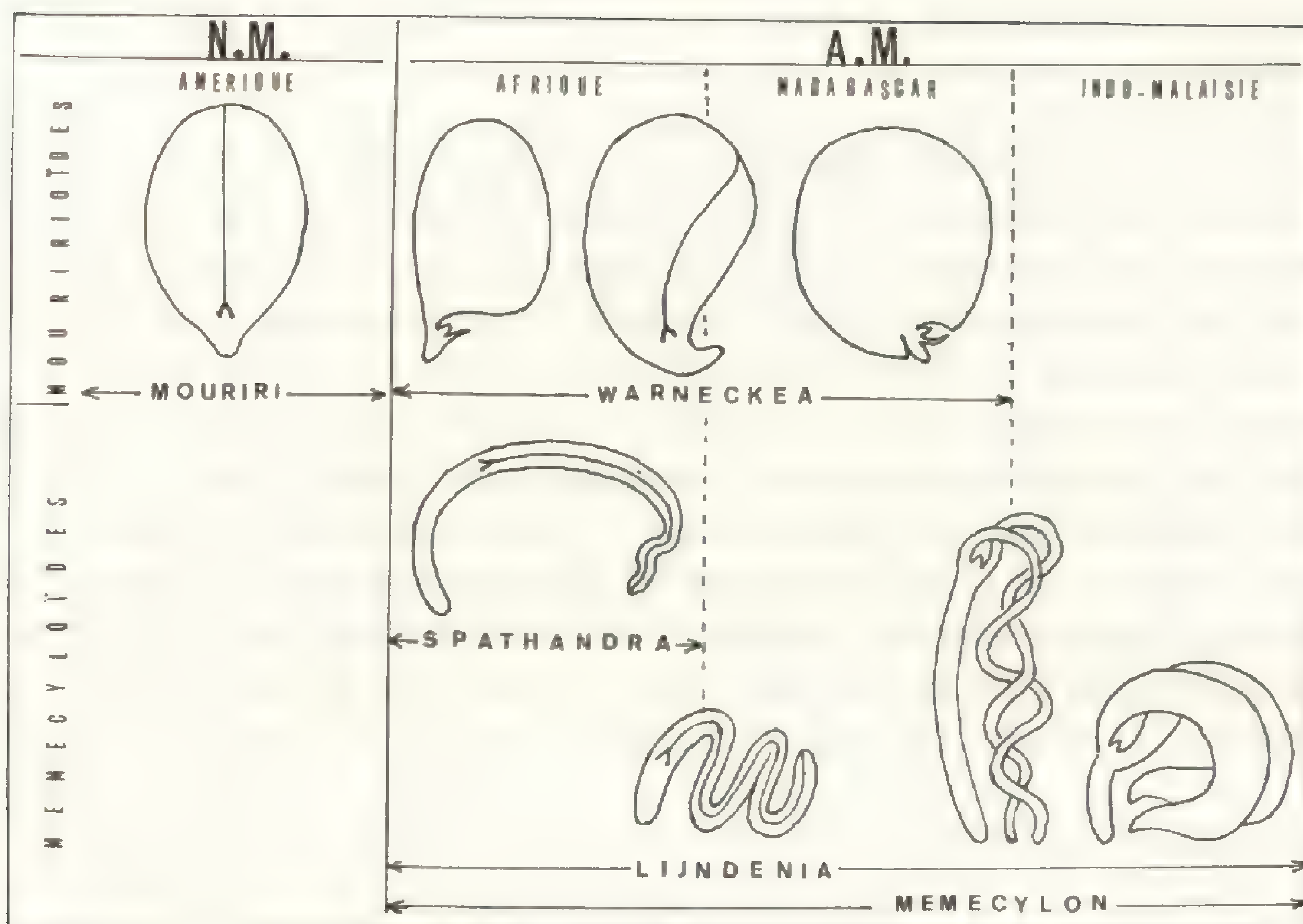


Fig. 4. — Plantules de **Memecyleae** : le **type mouririoïde**, le plus primitif, caractérise les *Mouriri* néotropicaux et les *Warneckea* paléotropicaux. Le **type memecyloïde**, à cotylédons ± accombants et foliacés, est exclusivement de l'ancien monde (A.M.). La plantule de droite est inspirée de BREMER, 1981. Ces représentations de coupes sagittales sont nécessairement très schématiques.

PATEL et al. (1984) n'ont étudié que 3 espèces africaines (*Dissotis brazzae, Tristemma littorale, Memecylon normandii*), intégrées dans leur étude générale sur les Myrtales.

Selon ces différents travaux les *Melastomataceae* africaines se rangent en deux groupes fondamentaux :

1. Pollens hétérocolpés avec colpi subsidiaires alternes. Rassemble toutes les *Osbeckieae* examinées, ainsi que les *Dissochaeteae* (*Medinilla* et *Ochthocharis*) et les *Memecyleae*. PATEL et al. (1984) ont insisté sur cet apparentement entre *Memecyleae* et *Melastomataceae* souvent proposées comme familles distinctes. Mais il faut ajouter que ce sont les pollens de ce groupe qui sont également difficiles à séparer de ceux des *Combretaceae*. Cependant, selon BONNEFILLE et al. (1991 : 319) la distinction est possible.

2. Pollens hétérocolpés avec vallécules alternes. Rassemble toutes les *Sonerileae* étudiées, dont le *Calvoa* qui se distingue par ses grandes dimensions (GUERS, 1974).

En conclusion, une étude plus complète et plus approfondie, en rapport avec les propositions systématiques récentes, reste à faire. Elle serait à comparer avec celles des autres régions, de Madagascar surtout, dont plusieurs genres sont communs et dont la palynologie est plus avancée [1].

1. KUBITZKI, K., 1965.— Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et spores* 7 (3) : 491-507. STRAKA, H. & FRIEDRICH, B., 1984.— Microscopie électronique à balayage et add. *in Palynologia Madagassica et Mascarenica*. Add. und Rem : 53-71.

PALÉOBOTANIQUE

La récapitulation récente de PINGEN & COLLINSON (1991) révèle l'insignifiance de nos informations sur les *Melastomataceae* fossiles du continent africain. Les sites fossilifères étudiés sont peu nombreux et, à ce jour, aucun n'a été signalé hors de l'aire actuelle [1]. La carence est absolue en ce qui concerne les bois et, malgré une remarquable impulsion donnée aux recherches palynologiques, les résultats en sont décevants pour nous. En effet, de nombreux relevés ne citent même pas la famille, de plus, à une exception près, les déterminations ne distinguent pas les *Melastomataceae* des *Combretaceae* [2]. Ainsi, GOETZE (1983) indique un pollen de type « *Combretaceae-Melastomataceae* » pour le Miocène d'Afrique du sud, de même que MALEY & LIVINGSTONE (1983) pour une époque plus récente (Holocène-Pléistocène) au Ghana. Cependant, SALARD-CHEBOLDAEFF (1978) a pu rapporter quelques pollens tertiaires du Cameroun au palynogenre *Heterocolpites*, décrit d'Amérique du sud. Un seul de ces pollens, présent de l'Eocène à l'Oligocène, peut être affirmé comme mélastomatacéen.

Les seuls renseignements précis sont ceux de BONNEFILLE et al. (1991) relatifs à une tourbière du Bouroundi. Il en ressort qu'une espèce, *Dissotis trothae*, présente sur le site depuis ± 20 000 ans B.P., s'est variablement développée par la suite et existe toujours sur ces marécages d'altitude.

En résumé, l'absence répétée de pollens de *Melastomataceae* de certains relevés est manifestement due à des insuffisances techniques, et ne peut être prise en considération dans la paléohistoire de cette famille.

N.B. : Les résultats des paléobotanistes sont un peu déroutants pour les phytogéographes actuels. Fréquemment, ils signalent des types de végétation identiques, aux mêmes époques, pour des régions très éloignées. SCHNELL (1976) est revenu plusieurs fois sur ces données et pense qu'elles témoignent de plus larges extensions des régions florales. C'est probable. Mais il faut ajouter que cela étonne surtout les botanistes de l'ouest africain, habitués à des zones floristiques très étroites, comme « tirées au cordeau », en raison de la rapide dégradation de la pluviométrie, de la forêt au Sahara. Mais si l'on considère l'hémisphère sud, on constate que la Région zambézienne, par ex., s'étend sur plus de 20° de latitude, ce qui apparaît aussi aux aires de nos *Melastomataceae* (Fig. 22).

CARACTÈRES DE L'ANDROCÉE (MORPHOLOGIE, HÉTÉROSTÉMONIE), PRINCIPALEMENT CHEZ LES *OSBECKIEAE*

Les caractères staminaux sont la « langue d'Esope » des Mélastomatologues. Utilisés empiriquement pour une spéciation immédiate, ils peuvent, tout aussi bien, conduire à de bonnes comme à de mauvaises classifications. Choisir, par ex., l'un des états de l'hétérostémonie comme caractère distinctif, ou associatif, permet indifféremment de distribuer les spécimens d'une même espèce dans des genres différents, ou de rassembler des lignées distinctes dans un même genre.

1. La présence d'un « *Melastomites* » au Fayoum (Egypte), citée par SCHNELL (1976), n'a pas été confirmée. Ce nom de « *Melastomites* » a été appliqué à plusieurs empreintes foliaires du tertiaire européen, ne se rapportant pas toujours à des *Melastomataceae*.

2. Ce rapprochement est sans intérêt pour nous : de nombreuses *Combretaceae* pouvant occuper des régions sèches, interdites aux *Melastomataceae*.

Cette situation résulte des antagonismes et corrélations de nécessité qui s'exercent entre les différents organes floraux. D'une part, il y a tendance générale de soudure entre l'ovaire et l'hypanthe ; d'autre part, les étamines sont infléchies dans l'alabastre. Même lorsque celles-ci sont dites épigynes et logées au-dessus de l'ovaire, elles sont cependant plus ou moins comprimées entre l'ovaire et l'hypanthe. Lorsqu'elles sont périgynes, leur développement est concomitant et antagoniste de la soudure ovaire-hypanthe ; elles sont alors : soit profondément invaginées par l'ovaire, l'hypanthe et les cloisons interstaminales ; soit interrompues dans leur croissance.

Ces conditions ont pour conséquences : 1) de modifier la structure même de l'anthère par dégradation de l'assise mécanique (endothécium) qui impose une déhiscence poricide (Ziegler, 1925 ; Favarger, 1952) ; 2) de modeler l'anthère qui est : soit subulée avec un apex rostré-uniporosé ; soit tronquée-biporosée ; 3) d'exiger un levier d'extraction au moment de l'anthèse ; 4) de favoriser des anomalies de croissance aux points de courbure ; 5) d'intervenir sur les rapports entre les deux verticilles et accentuer, éventuellement, leur dimorphisme.

Ces deux aspects du problème : a) morphologie staminale ; b) hétérostémonie, n'ont été l'objet que de rares études en Afrique.

Cependant, pour une fois, c'est d'après une espèce africaine, *Tristemma mauritianum* J.F. Gmel. (= *T. incompletum* R. Br.) que R. Brown, *in* Tuckey (1818), a attiré l'attention sur l'intérêt de l'estivation infléchie des étamines. Triana (1872) a fait des critiques constructives sur les caractères staminaux. Wilson (1950) a proposé une phylogénie des *Melastomataceae* basée sur la structure des étamines. Ziegler (1925), puis Leinfellner (1958) ont contribué à une connaissance plus approfondie de l'androcée chez plusieurs espèces africaines. Enfin, la valeur systématique des caractères staminaux a été discutée par A. & R. Fernandes (1954*a*) et Jacques-Félix (1935-1981).

A. — Principaux éléments de morphologie (Fig. 5, 6, 7).

1. Appendices.

Nous confondons habituellement sous ce terme, diverses productions du connectif, rarement (*Calvoa*) du filet. En réalité, ni le *pédoconnectif*, ni le dépassement de l'articulation par l'*excurrence du pédoconnectif*, ne sont appendiculaires.

Position des appendices. — Les appendices, rarement absents, ne sont que des excroissances qui se développent, soit sur le dos du connectif, au niveau de l'anthère (*Memecyleae*, par ex.), soit sur le pédoconnectif (*Calvoa, Heterotis rotundifolia,* par ex.), soit bien plus généralement, sur la partie proximale du connectif. Dans ce dernier cas, il sont situés : a) immédiatement sous l'anthère lorsque le connectif est sessile ; b) ou au niveau de l'articulation pédoconnectif-filet ; c) ou encore, éventuellement, en position terminale de l'excurrence.

Déterminismes. — Selon Wilson (1950), ces productions seraient les vestiges d'androcées polystaminés comme il en existe chez d'autres Myrtales. De sorte que les espèces pourvues d'un appendice dorsal vascularisé, seraient les plus primitives. Cette opinion s'oppose à celles de plusieurs auteurs, pour qui les appendices sont de simples innovations dues au butinage (p. 256).

Si nous nous reportons aux schémas de la Fig. 5, nous constatons que ces appendices sont toujours situés aux points de courbure de l'étamine soit, le plus souvent, aux articulations

connectif-filet. Si l'on ajoute l'exemple du *Calvoa* (Fig. 5), dont l'appendice frontal semble bien issu du filet, on peut penser que le déterminisme est essentiellement topographique. Pour nous, que ces proliférations soient appendiculaires ou axiales, elles résultent, ainsi que l'allongement médian du pédoconnectif, de l'inflexion staminale qui contrarie une croissance polaire normale. Cela se vérifie particulièrement bien chez les étamines à « talon », comme celles d'*Heterotis rotundifolia* (Fig. 5, 7), par ex.

2. Articulation connectif-filet.

Triana (1872 : 6) fut le premier à se préoccuper de ce caractère :

« Les étamines des Mélastomacées, incomplètement observées jusqu'ici, n'offrent qu'une apparente similitude, et sont réellement construites sur deux plans distincts, qui peuvent se rapporter à deux types organiques principaux. Tantôt le connectif de l'anthère, plus ou moins prolongé en dessous des loges, se termine à la naissance du filet, en appendices simples ou doubles, de forme et de grandeur très variées. Tantôt, ce même connectif, peu ou point prolongé, se termine en appendice toujours simple, postérieur à l'insertion du filet... Dans le premier cas, le filet plus ou moins éloigné de l'anthère est inséré au dos du prolongement... Dans l'autre cas, le filet contigu, ou très rapproché de l'anthère, est inséré sur la face antérieure du connectif... »

Cette dernière interprétation n'était certainement pas correcte, car ce que Triana qualifiait de connectif, n'en est qu'un appendice, bien que fréquemment vascularisé.

1. **Etamines basifixes**. — Chez les espèces de ce type, *Memecyleae* principalement, ainsi que chez toutes celles dont le connectif n'est pas appendiculé, ou est seulement épaissi, ou « talonné », ou appendiculé de part et d'autre, etc., le filet est bien en prolongation axiale avec le connectif.

2. **Etamines dorsifixes**. — En revanche, chez les étamines dont le pédoconnectif est dépourvu de prolifération dorsale notable, l'articulation du filet donne bien l'impression d'être dorsifixe, comme l'avait remarqué Triana. Leinfellner (1958) lui-même, en décrivant le pédoconnectif comme étant anthériforme, considérait ces étamines comme dorsifixes. Pour nous, les étamines ne seraient dorsifixes que lorsque le pédoconnectif est excurrent lui-même et est seulement émarginé, lobé ou bifide.

Certes, ces distinctions sont subtiles, mais c'est bien leur observation minutieuse qui facilite la classification des *Osbeckieae*.

B. — Diplostémonie et Hétérostémonies.

La diplostémonie étant le caractère général des *Melastomataceae*, et la tendance vers l'haplostémonie n'étant pas moins générale, tous les états intermédiaires d'hétérostémonie peuvent exister, depuis les fleurs homostémones jusqu'à celles dont le verticille interne est rudimentaire ou nul. Ce terme ultime est exceptionnel en Afrique : nous ne le connaissons que chez *Cincinnobotrys speciosa*, où il n'est d'ailleurs pas constant. En revanche, il est suffisamment établi chez une dizaine d'espèces néotropicales pour qu'elles soient rassemblées dans la tribu des *Cyphostyleae*.

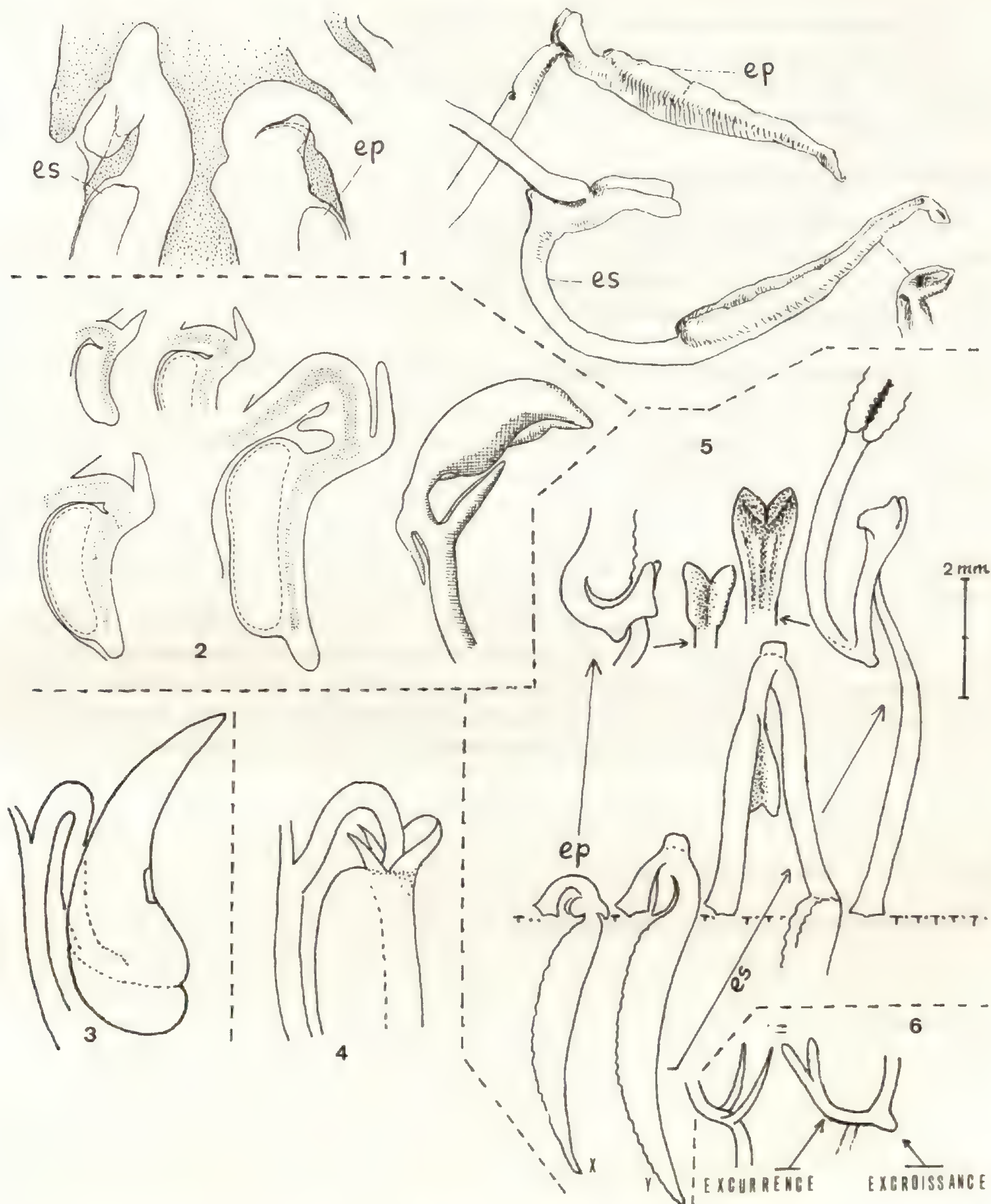


Fig. 5. — Appendices staminaux : **1**, chez **Heterotis rotundifolia** (d'après Ziegler, 1925) ; **2**, chez **Calvoa orientalis** (d'après Leinfellner, 1958) ; **3**, estivation chez **Memecylon sp.** (schéma) ; **4**, estivation chez **Osbeckia sp.** (schéma) ; **5**, étapes du déploiement chez **H. rotundifolia**, X et Y : étamine, au même stade d'estivation, de chacun des verticilles (es, épisépalaire ; ep, épipétalaire) ; **6**, homologie des appendices latéraux et des lobes de l'excurrence (schémas).

La différenciation des verticilles peut concerner l'anthère, le connectif ou le filet ; toutefois, c'est par le développement du connectif (pédoconnectif) qu'elle atteint les états les plus spectaculaires. Elle peut être seulement dimensionnelle, ou morphologique et chromatique, avec ou sans réduction fonctionnelle.

1. Hétérostémonie « ordinaire ».

Même chez les espèces typiquement homostémones, surtout chez les inférovariées, on observe souvent de légères différences dimensionnelles de l'anthère ou du filet. Il s'agit donc d'un caractère évolutif, qui implique que de bons taxa puissent être constitués d'éléments homo- et diversement hétéro-stémones [1].

2. Hétérostémonies chez les espèces à étamines périgynes : intervention du pédoconnectif.

C'est, en effet, chez ces espèces que l'hétérostémonie atteint ses plus hauts degrés. Chez beaucoup de nos *Osbeckieae*, par ex., l'invagination profonde des anthères exige qu'un dispositif d'extraction intervienne au moment de l'anthèse. C'est alors que, par le même processus de croissance invoqué pour les appendices, il y a allongement au niveau de la courbure et déploiement du pédoconnectif, qui est à l'étamine ce que le « long bec emmanché d'un long cou » est aux échassiers... si cette image m'est permise.

On comprend alors, que le moindre décalage chronique entre l'initiation respective des deux verticilles, puisse accentuer leur dimorphisme latent. Gagnées de vitesse par la soudure ovaire-hypanthe, les étamines internes ne peuvent s'accroître [2]. Cela est confirmé, *a contrario*, par quelques autres *Osbeckieae, Dissotis* (*Dupineta*) *tubulosa*, par ex. chez lesquelles l'accrescence de l'hypanthe aménage une chambre staminale qui permet l'égal développement des deux verticilles.

Les conséquences de ces rapports antagonistes gynécée-androcée peuvent être modifiées par les conditions extérieures et favoriser, soit une évolution progressive, soit des états régressifs, de la morphologie florale.

a) Hétérostémonie progressive : entomogamie.

Nous avons qualifié cette évolution de progressive (1981*a*) car, relativement à une fleur homostémone, elle consiste davantage en un plus grand développement du verticille externe qu'en une réduction de l'interne. Ce processus, exposé plus haut, atteint sa perfection chez les espèces manifestement entomogames, exposées à une intense activité du butinage.

Les mélastomatologues de la flore américaine ont accordé beaucoup d'intérêt à ce sujet. Renner (1984*a*) a fait remarquer que le type floral des *Melastomataceae*, tout en s'opposant à l'autopollinisation, ne facilite guère davantage la récolte du pollen. D'autres auteurs (cités par Baumgratz, 1989) recherchant quels sont les palliatifs de cette situation, ont avancé que ce

1. Cela pose souvent problème au systématicien ne sachant s'il s'agit d'états fluctuants ou génétiquemnt stables. Almeda & Chuang (1992) ont reconnu chez une population d'une espèce néotropicale (*Arthrostemma ciliatum*) que les spécimens homostémones présentent un caryotype uniforme, tandis que les hétérostémones ont un caryotype bimodal. En Afrique, de telles investigations seraient opportunes pour bien des espèces ambiguës : *Dicellandra descoingsii, Heterotis buetteriana*, etc.

2. Cet argument est certainement valable. Cependant, c'est plus souvent par le pédoconnectif que par l'anthère que se réalise le dimorphisme, ainsi que la Fig. 7, *5* en donne un exemple.

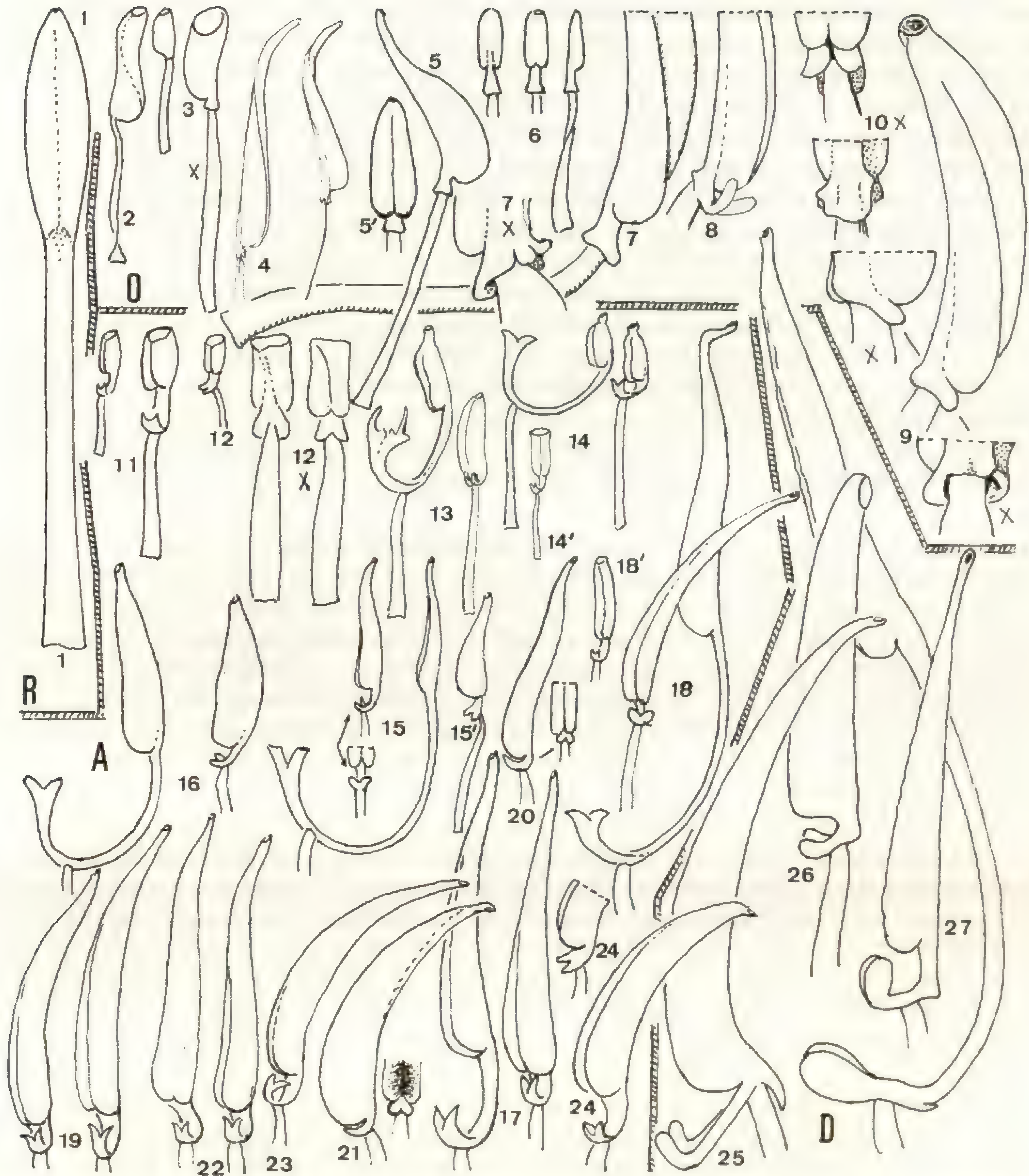


Fig. 6. — Types staminaux : **R, type Rousseauxia** : **1**, *R. marojejensis*. — **O, type Osbeckia** : **2**, *O. praviantha* ; **3**, *O. decandra* ; **4**, *O. togoensis* ; **5**, *O. chinensis*, **5'**, var. *pusilla* ; **6**, *O. cochinchinensis* ; **7**, *O. aspera* ; **8**, *O. aspericaulis* ; **9**, *O. rubicunda* ; **10**, *O. stellata*. — **A**, **type Antherotoma** : **11**, *A. naudinii* ; **12**, *A. clandestina* ; **13**, *A. tenuis* ; **14**, *A. tisserantii* **14'**, f. osbeckioïde ; **15**, *A. phaeotricha*, **15'**, f. osbeckioïde ; **16**, *A. angustifolia* ; **17**, *A. densiflora* ; **18**, *A. irvingiana*, **18'**, f. osbeckioïde ; **19**, **20**, **21**, **22**, **23**, **24**, *A. senegambiensis*. — **D**, types divers : **25**, *Cailliella praerupticola* ; **26**, *Pseudosbeckia swynnertonii* ; **27**, *Dissotis* subg. *Dissotidendron* : *D. melleri* var. *greenwayi* (4, d'après Leuenberger, 1980 ; 5 à 10, d'après Hansen, 1977 ; 13, 16, 26, 27, d'après A. & R. Fernandes, 1956,1969).

serait le butinage lui-même qui déterminerait la production d'appendices et l'hétérostémonie. Les appendices seraient d'abord attractifs, puis serviraient d'appui aux butineurs, qui pourraient ainsi récolter aisément le pollen des étamines courtes, tandis que celui des étamines externes assurerait la pollinisation. Il y aurait donc hétéranthérie stricte, au sens de MULLER [1], c'est-à-dire spécialisation fonctionnelle des deux verticilles, adaptée aux besoins des butineurs. Cette version, citée avec réserve par ZIEGLER (1925), demande vérification.

Nous manquons absolument, en Afrique, d'études de biologie florale. Toutefois, selon quelques recherches sur les pollens de miel récolté en forêt gabonaise (AMBOUGOU ATISSO, 1990), nous savons qu'une seule Mélastomatacée, *Dissotis (Dupineta) multiflora,* est représentée parmi une quinzaine d'autres espèces où prédominent les Euphorbiacées. Bien que très insuffisants, ces résultats sont exemplaires des conditions habituelles de l'entomogamie. A savoir que si une abeille ne visite qu'un seul type floral au cours d'une sortie [2] (soit, éventuellement, plusieurs espèces de *Melastomataceae,* selon RENNER, 1984*a*), la colonie est polylectique et exploite, par efficacité et convenance, des types floraux très différents quant aux substances offertes et à la façon de les récolter. En l'occurence, nous pouvons admettre que les abeilles s'accommodent du type floral mélastomatacéen, comme elles s'accommodent des autres types.

Pour notre propos, nous pouvons dégager quelques notions sommaires des études consacrées à ce sujet complexe. Il apparaît que ce sont les insectes, pour lesquels le butinage est d'une impérieuse nécessité, qui sont spécialisés pour ce genre de vie, tandis que les hôtes végétaux ne développent leurs attributs, attractifs ou nourriciers, que dans le cadre de leurs caractères respectifs. Même les cas les plus remarquables de « coadaptations » [3], consistent davantage à rendre obligatoire une pollinisation, sans laquelle l'espèce végétale concernée serait vouée à l'extinction, qu'à faciliter la tâche du butineur. Une plante entomogame n'est pas nécessairement entomophile. Les butineurs peuvent être leurrés par une belle enseigne pour peu de profit (*Melastomataceae* ?) ; ou, plus fâcheusement, être piégés par un nectar attirant, dont la récolte s'avère meurtrière (*Asclepias*).

— Le butinage n'est pas organogène. Certes, nous assistons à une entomogamie extensive, manifestement avantageuse pour les deux parties associées : populations florissantes des *Melastomataceae*-hôtes et des insectes palynophages et mellifères. Chez nos plantes, l'évolution morphologique se manifeste : a) par l'amplification des organes floraux, particulièrement de la corolle, souvent dotée d'une couleur complémentaire : le pourpre ; b) par l'hétérostémonie, avec ou sans hétérochromie, avec ou sans régression fonctionnelle du verticille interne, etc. Dans quelle mesure ces attributs, réputés entomogames, sont-ils des caractères primitifs ou des innovations ?

Appendices. — Pour nous (p. 253), ce sont des éléments précis de morphologie staminale. Déterminés préalablement et indépendamment de toute action extérieure, ils restent sous le contrôle de facteurs génétiques au cours de leur croissance : ce ne sont pas de simples innovations protéiformes qui seraient déclenchées par le butinage. Il suffit de comparer les appendices de deux espèces également entomogames : *Dissotis chevalieri* (Fig. 7, *5*) et *Heterotis*

1. MULLER, F., 1881. — Two kinds of stamens with differenced functions in the same flower. *Nature* 24.
2. Cette remarque ne s'applique évidemment pas à tous les butineurs.
3. Nous ne parlons ici que de l'entomogamie, qui est un fait biologique général. Nous ne nions pas l'existence de quelques structures florales fort étranges, adaptées à la visite de divers prédateurs.

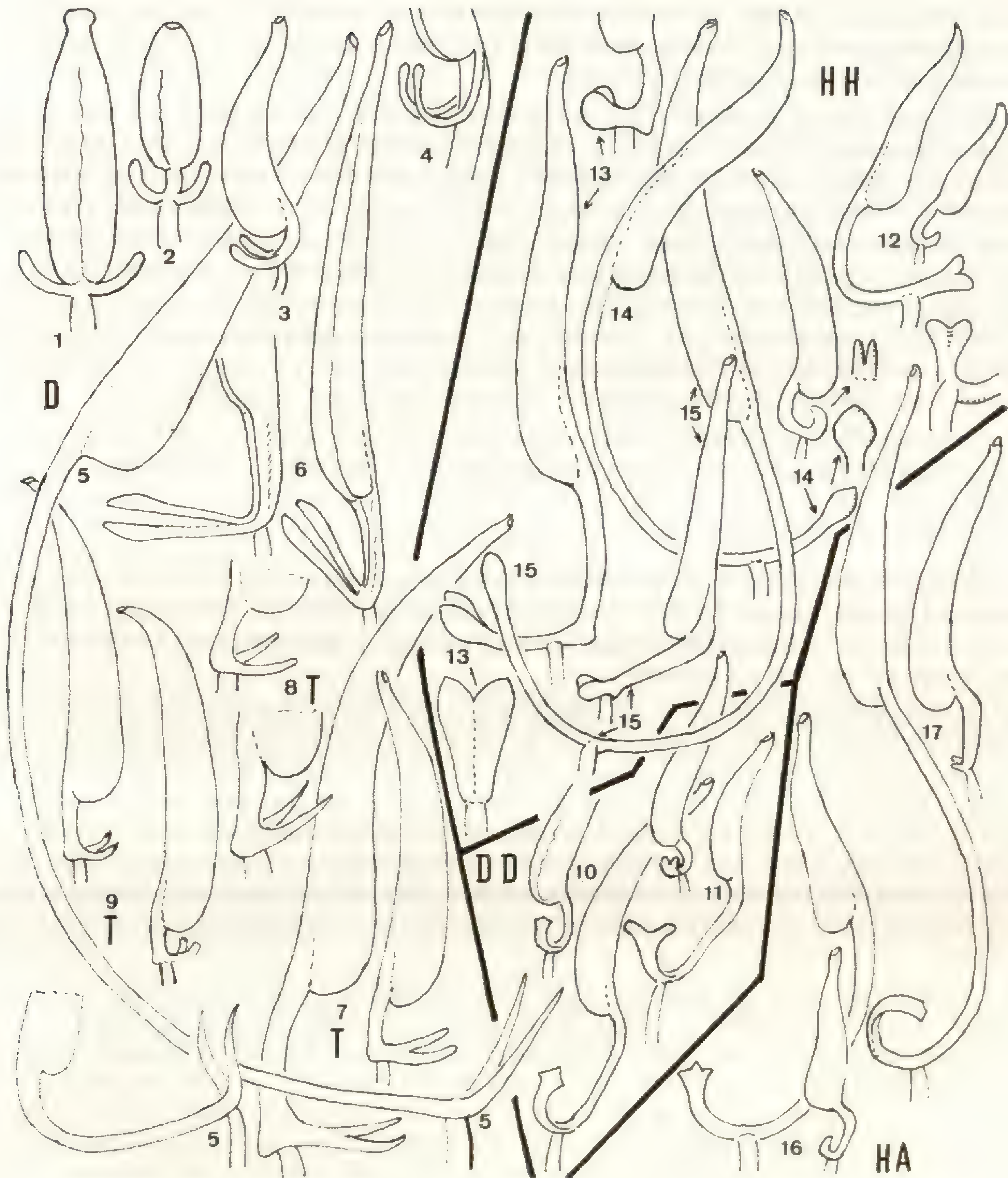


Fig. 7. — Types staminaux : **D, type Dissotis** sensu lato : **1**, *Dionycha bojeri* ; **2**, *Dionychastrum schliebenii* ; **3**, *Dissotis pauciflora* ; **4**, *Dissotis elegans* ; **5**, *Dissotis chevalieri* ; **6**, *Dichaetanthera corymbosa*. — **T, type Dissotis thollonii** : **7**, *Dissotis thollonii* ; **8**, autre forme à appendices libres ; **9**, *Dissotis glaberrima*. — **DD, type Dissotis** subg. **Dupineta** : **10**, *Dissotis brazzae* ; **11**, *D. hensii*. — **HH, type Heterotis** : **12**, *Heterotis antennina* ; **13**, *H. rotundifolia* ; **14**, *H. sylvestris* ; **15**, *H. cinerascens*. — **HA, type Heterotis** subg. **Argyrella** : **16**, *H. canescens* ; **17**, *H. linearis* (1, d'après H. Perrier, 1951 ; 2, d'après A. & R. Fernandes, 1956).

cinerascens (Fig. 7, *15*), pour s'en convaincre. D'une manière générale, l'extraordinaire diversité des appendices chez les *Melastomataceae* est le meilleur argument que l'on puisse opposer à l'idée d'un déterminisme extérieur unique.

Hétérostémonie et Hétéranthéries. — Il n'apparaît pas, à défaut d'études expérimentales, qu'une hétéranthérie prononcée, avec régression fonctionnelle et suppression à terme du verticille interne, soit plus avantageuse aux butineurs qu'un type floral homostémone à étamines groupées. Comment expliquer alors que la sélection entomogamique conduise à ce type floral, particulièrement représenté par nos *Dissotis* ? Nous en avons déjà expliqué le mécanisme :

Chez nos espèces à étamines périgynes, il suffit d'un plus grand allongement de l'ovaire, consécutif à une meilleure séminogenèse, pour que les conséquences en soient aggravées : allongement et invagination plus profonde des anthères, confirmation de leur déhiscence poricide ; accroissement du pédoconnectif et différenciation morphologique des appendices ; préséance accentuée du verticille externe et régression corrélative de l'interne.

En conclusion, appendices staminaux et hétérostémonie sont les états de caractères typiquement mélastomatacéens, que le butinage contribue seulement à sélectionner.

b) Homostémonies régressives.

Des spécimens d'espèces, normalement hétérostémones, présentent parfois des réductions staminales pouvant aboutir à l'uniformisation des deux verticilles. Ces « anomalies » résultent probablement de deux processus distincts : l'un qui serait d'origine génétique ; l'autre qui serait conditionné par les facteurs extérieurs.

— Homostémonie récessive : osbeckioïdie. Les cas qui furent plus précisément évoqués par Triana (1872), Jacques-Félix (1935), A. & R. Fernandes (1954*a*), concernent des spécimens, issus de populations hétérostémones, dont les fleurs sont, d'emblée, rudimentaires, homostémones, à anthères tronquées. Selon A. & R. Fernandes (1954*a*) il s'agirait de sujets récessifs, repassant de l'état évolué des *Dissotis* à l'état primitif des *Osbeckia* (p. 267). Ce sont ces « anomalies » que nous avions qualifiées d'« osbeckioïdes », en raison de ce que de telles fleurs simulent celles des *Osbeckia* [1]. Strictement comprises, elles ne sont guère embarrassantes pour le systématicien, car elles peuvent passer inaperçues, ou être facilement rapportées à leur unité de base.

— Homostémonie de carence ; involution néoténique : les thérophytes. Nous (les botanistes) utilisons souvent le terme de néoténie à la limite de son acception par les zoologistes. C'est-à-dire que nous l'appliquons à des espèces, ou individus, atteignant rapidement leur maturité sous une forme réduite, bien qu'aucun caractère essentiel ne soit modifié. Cependant, chez certaines de nos *Osbeckieae*, les réductions florales affectent bien les caractères morphologiques. Chez *Antherotoma irvingiana*, par ex., bonne espèce de référence, les spécimens types ont de grandes fleurs, 5-mères, spectaculairement hétérostémones, et des étamines externes à anthère longuement subulée-rostrée et appendice ayant bien acquis ses caractères. Par contre, les spécimens aberrants ont des fleurs souvent 4-mères, de taille réduite (jusqu'au 1/5 de la normale), à anthère tronquée, pédoconnectif et appendice obsolètes sur les deux verticilles (Jacques-Félix, 1981*a* : fig. p. 409).

1. 1935. — *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, ser. 2, 7 : 370.

Nous attribuons ces états au développement accéléré de plantes croissant dans des conditions défavorables : les antagonismes androcée-gynécée, d'une part, la concurrence entre les deux verticilles, d'autre part, n'ont pas à s'exercer : il y a homostémonie de carence.

— Des accommodats aux taxa. En conséquence, les phénotypes dont les populations se perpétuent sous des conditions contraignantes d'une certaine extension, peuvent, par des processus dont nous n'avons pas à nous préoccuper ici, devenir de bons taxa ou, du moins, se comporter comme tels.

Ainsi, *Antherotoma naudinii* est le parfait exemple d'une thérophyte néoténique stable adaptée à des substrats pauvres. Nous sommes habitués à le considérer comme seul représentant du genre, alors que bien des espèces, présentant ou non des homostémonies régressives, devraient lui être rattachées (p. 268).

C. — Imbroglio nomenclatural.

Ces potentialités évolutives de la famille font que dans certains groupes, particulièrement chez les *Osbeckieae*, la redondance d'états homo et hétéro- stémones, stables ou fluctuants, pose des problèmes à différents niveaux des unités taxonomiques.

Nous pouvons avoir :

1. De bons genres dont les espèces peuvent être diversement homo et hétéro-stémones ;
2. De bonnes espèces dont les variétés peuvent présenter cette même diversité.

Ce sont seulement les caractères morphologiques des étamines, dont nous avons approfondi l'examen, qui peuvent clarifier la classification des *Melastomataceae* en général et des *Osbeckieae* en particulier.

D. — Typologie sommaire de l'androcée chez les *Osbeckieae*.

(Les caractères des appendices sont toujours ceux du verticille externe (Fig. 6, 7)[1].

A. Etamines basifixes : filet axial.

- I. Homomorphes, ou faibles inégalités dimensionnelles.
  1. Sans articulation connectif-filet (*connectivum continuum*) : *Rousseauxia*.
  2. Sans pédoconnectif ni appendice : *Osbeckia praviantha*.
  3. Pédoconnectif obsolète, rectiligne, sans appendice : *Osbeckia chinensis, O. decandra*, etc.
  4. Connectif avec appendice irrégulièrement annulaire (collerette rabattue) ; secteur dorsal toujours présent : nombreux *Osbeckia* asiatiques.
  5. Connectif avec talon dorsal aigu et deux lobes latéraux linéaires : *Cailliella*.
  6. Pédoconnectif obsolète, tronqué par un talon court ± échancré, et deux appendices latéraux : *Pseudosbeckia*.
  7. Connectif dépourvu de talon, pourvu de deux appendices latéraux linéaires :
     - a. Pas de pédoconnectif : *Dionycha bojeri, Dissotis elegans*.
     - b. Pédoconnectif court : *Dionychastrum, Dissotis pauciflora*.

1. Les deux étamines (externe-interne) de chaque espèce portent le même n°. Celui-ci est affecté du signe ' pour les formes « osbeckioïdes ». Le grossissement est de 6 pour toutes les espèces. Lorsque la taille de l'étamine ou un détail l'exige, le grossissement est marqué du signe × ».

II. Hétéromorphes, surtout par inégalité du pédoconnectif.

8. Pédoconnectifs courts, peu inégaux, tronqués par un talon et appendice frontal, variablement bipartite ou bilobé : *Dissotis thollonii, D. glaberrima.*

9. Pédoconnectifs souvent très inégaux ; deux appendices latéraux :

a. Talon encore évident (nul chez *Dissotis polyantha*) ; lobes courts, claviformes ou globuleux. *Dissotis* subg. *Dissotidendron.*

b. Pas de talon évident ; appendices latéraux linéaires ou subulés : *Dichaetanthera* ; *Dissotis* subg. *Dissotis.*

B. Etamines dorsifixes : filet articulé sur le dos du pédoconnectif excurrent, parfois de façon peu évidente sur le verticille interne et les états osbeckioïdes ; mais, en aucun cas, l'articulation n'est tronquée par un talon.

III. Très diversement homomorphes ou hétéromorphes.

10. Lobes du calice persistants.

a. Pédoconnectif claviforme ou lobé : *Heterotis.*

b. Pédoconnectif plutôt 3-cuspide : *Argyrella.*

11. Lobes du calice caducs.

a. Pédoconnectif $\pm$ cylindrique, 2-lobé ou 3-cuspide : *Dissotis* subg. *Dupineta.*

b. Pédoconnectif laminé, émarginé ou 2-cuspide ; nombreux cas de néoténies : *Antherotoma.*

AUTRES CARACTÈRES FLORAUX ET VÉGÉTATIFS

Nous attirons ici l'attention sur les tendances évolutives des organes floraux chez quelques espèces.

A. — Sympétalie.

Nous avons déjà signalé (1981*b* : 124) que chez les *Calvoa*, qui se distinguent également par leur pollen, (p. 251), les pétales, à onglet large, sont cohérents entre eux et avec les étamines. De sorte que c'est l'ensemble de la corolle et de l'androcée qui se détache en entier après fécondation. Cette particularité est probablement en corrélation avec l'exposition précoce de la corolle hors de l'hypanthe. On note aussi que les étamines sont homomorphes.

B. — Angiocarpie.

Les *Melastomataceae* présentent une gradation étendue des états allant de l'hypogynie, par laquelle l'ovaire est libre dans la coupe hypanthiale, à l'épigynie, par laquelle l'ovaire est très diversement soudé à l'hypanthe : soit sur une hauteur variable, soit par des cloisons interstaminales. C'est cette diversité qui contribue à la richesse taxonomique de la famille. Même dans les cas les plus habituels d'hypogynie, le vertex de l'ovaire, conique, plan ou déprimé, est toujours libre. Or, il y a quelques espèces chez lesquelles le recouvrement est total.

C'est le cas du *Medinilla mirabilis* (*Dissochaeteae*) dont l'hypanthe est soudé au vertex de l'ovaire et à la base du style avant d'étaler son limbe réceptaculaire. Cette singularité chez un *Medinilla* de l'Ouest africain montre comment se fait l'évolution géographique des caractères :

En Orient les quelques 350 espèces sont toutes avec un ovaire relié à l'hypanthe par des cloisons.

A Madagascar (Perrier de la Bâthie, 1932) 14 espèces sont avec cloisons, 56 sont à ovaire adhérent.

En Afrique, 2 espèces de grande extension sont à ovaire adhérent, l'espèce endémique du Cameroun-Gabon est hypogyne absolue (Fig. 2).

En 1977 nous avions rapporté *Myrianthemum mirabile* Gilg au genre *Medinilla*. Toutefois, il conviendra d'apprécier ultérieurement si cette structure justifie le rétablissement du *Myrianthemum*.

L'autre cas est celui de *Feliciadamia stenocarpa*, endémique de Guinée. La fleur est « onagroïde » par son ovaire linéaire, simulant un pédicelle, entièrement soudé à l'hypanthe dont le réceptacle ne s'étale qu'au sommet en une fausse coupe hypanthiale (Fig. 2).

Ces structures réalisent donc une hypogénie absolue, préludant à l'angiocarpie [1].

C. — Obdiplostémonie.

Ce caractère, par lequel le verticille des étamines épisépales est à l'intérieur de celui des épipétales, est caractéristique des *Mouriri*, selon Morley (1953). Nous ne lui avons guère accordé d'attention pour les *Memecyleae* afro-malgaches. Cette disposition des verticilles semble assez variable. Beaucoup d'espèces sont normalement diplostémones ; d'autres sont méta-obdiplostémones (tétracycliques) ; enfin, certaines sont bien obdiplostémones (Fig. 2). Ce caractère est évidemment évolué, mais n'a probablement pas de sens général.

D. — Estivation du calice.

Les *Memecyleae* sont habituellement décrites comme ayant un calice peu développé, à lobes obsolètes, ou, pour le moins, valvaires. Chez *Memecylon normandii*, par ex., le calice est presque nul et la corolle largement découverte dans l'alabastre ; chez les *Memecylon* sect. *Mouririoidea*, par ex., le calice est très recouvrant, charnu, et se divise à l'anthèse en 4 lobes valvaires ; chez *Memecylon polyanthemos*, par ex., le calice est également recouvrant, membraneux, et se déchire à l'anthèse, en 4 lobes ± réguliers.

Il y a cependant des exceptions, avec des calices dont les lobes sont plus développés et imbriqués, ce qui correspond à un état primitif (Johnson & Briggs, 1984). Il s'agit donc d'un caractère important (p. 265), mais qui est souvent négligé par les descripteurs... et les dessinateurs. Il est très flagrant chez les *Warneckea* malgaches (Fig. 2), tandis qu'il est plus atténué chez les espèces africaines, et doit être observé sur l'alabastre.

E. — Anisophyllie.

Cette particularité est fréquente, à des degrés divers, sauf chez les *Memecyleae*. Surtout évidente chez les *Sonerileae*, elle n'a été l'objet d'aucune étude critique en Afrique [2].

1. G. Mangenot a attiré l'attention sur cette tendance évolutive chez les Angiospermes. « Données élémentaires sur l'Angiospermie », *Ann. Univ. Abidjan*, sér. E, 6 (1) : 162 (1973).

2. Wiesner, J., 1894. — Studien über die Anisophyllie tropischer Gewächse. *Sitzungsber. Kaiserl. Akad. Wiss., Math- Naturwiss.Cl., Abt.1* 103. (Non vu).

III. CLASSIFICATION

La présente classification (Tableau p. 273) résulte des mises au point successives et des ultimes corrections présentées ici. S'il est peu probable que de nouvelles découvertes viennent la bouleverser, elle souffre encore d'une connaissance insuffisante des caractères, tant classiques que pluridisciplinaires, d'un manque de hardiesse dans la critique des anciens concepts génériques, de l'insuffisance des révisions floristiques de régions entières fort importantes. Quant aux améliorations au niveau spécifique, elles sont à attendre de l'étude des populations sur le terrain.

LES CONCEPTS

A. — Familles ou sous-familles ?

L'absence des quelques genres asiatiques, *Astronia, Pternandra*, etc., dont les combinaisons des caractères s'accordent mal avec celles des autres groupes, fait qu'il n'y a jamais eu d'ambiguïté entre *Memecyloideae* et *Melastomatoideae* en Afrique. De sorte que, si nous avons maintenu ces deux sous-familles, nous aurions pu, tout aussi bien, les considérer comme familles distinctes.

A l'appui de leur réunion, on peut invoquer qu'elles sont également pantropicales et ont les mêmes aires de répartition, du moins par certains de leurs éléments. En faveur de leur séparation, il est évident qu'elles ne procèdent pas l'une de l'autre, et qu'elles sont depuis longtemps différenciées par des caractères essentiels. Avec Johnson & Briggs (1984) nous pensons que la conception de deux familles distinctes est préférable à celle d'une famille unique qui rassemblerait des éléments trop différents, comme les *Crypteroniaceae* par ex., (Vliet et al., 1981). Enfin, en admettant avec Renner (1993) que les *Memecylaceae* ne sont constituées que des seules *Memecyleae*, la situation est définitivement clarifiée pour l'Afrique qui apparaît comme en étant le berceau (p. 275).

B. — Tribus classiques ou corrigées ?

Le concept de commodité, selon lequel aucune tribu, sauf celle des *Memecyleae*, n'était commune à l'Ancien et au Nouveau Monde (A.M et N.M.), avait pour inconvénient d'ignorer de réelles affinités, et était depuis longtemps critiqué. Dans sa nouvelle classification, Renner (1991*a*) réunit les *Tibouchineae* (N.M.) aux *Osbeckieae* (A.M.), les *Bertolonieae* (N.M.) aux *Sonerileae* (A.M.), et encore les *Dissochaeteae* (A.M.) aux *Miconieae* (N.M.). Ces quatre lignées fondamentales seraient donc pangondwaniennes. Nous réservons notre opinion en ce qui concerne la réunion des *Dissochaeteae* et *Miconieae* (p. 279).

Cependant, la conception classique n'était pas sans argument, car si quelques phylums initiaux étaient déjà d'extension gondwanienne, les genres se différencièrent de part et d'autre de la fracture atlantique, à l'exception de quelques-uns qui furent disjoints (p. 274-5).

En conclusion, bien que notre travail ait été rédigé dans le cadre des tribus classiques, il s'adapte sans difficulté à la nouvelle classification.

C. — Genres.

Ce sont les concepts génériques, base de la nomenclature, qui sont les plus défectueux. Notre conviction est que ce sont des genres homogènes, basés sur des caractères distinctifs précis, plutôt que sur des caractères associatifs, qui sont les meilleurs garants d'une classification binominale stable.

JUSTIFICATION DE NOUVEAUX CONCEPTS GÉNÉRIQUES CHEZ LES *MEMECYLEAE* ET QUELQUES *OSBECKIEAE*

A. — *Memecyleae*.

La réhabilitation de plusieurs genres, antérieurement confondus avec *Memecylon*, est explicitée ici par comparaison de leurs principaux caractères.

Quelques caractères évolutifs chez les *Memecyleae*

	Mouriri[1]		*Warneckea*		*Spathandra*		*Lijndenia*		*Memecylon*	
1 { Fleur 5-mère Fleur 4-mère	P			E		E		E		E
2 { Ovaire pluriloculaire Ovaire uniloculaire	P		P	E		E		E	P	E
3 { Calice imbriqué Calice valvaire		E	P	E		E	P	E	P	E
4 { Etamine non glandulifère Etamine glandulifère		E	P	E		E	P	E	P	E
5 { Plantule mouririoïde[2] Plantule mémécyloïde[3]	P		P			E		E		E
6 { Cotylédons égaux Cotylédons inégaux	P		P	E	P		P		P	
7 { Nervation acrodrome Nervation acrodrome occultée		E	P		P		P		P	E
8 { Sclérites nulles, ou rares et peu différenciées Sclérites ± différenciées		E	P	E		E		E		E
	4	4	7	6	2	6	4	6	5	7

P. Etat primitif
E. Etat évolué

1. Pour le genre *Mouriri* et satellites, voir Morley (1953, 1989, etc.).
2. Pas d'hypocotyle ; cotylédons de réserve ; germination cryptocotylaire.
3. Hypocotyle ± développé ; cotylédons assimilateurs ; germination phanérocotylaire.

1. Le plan floral de *Mouriri* est resté primitif avec quelques exemples seulement de fleurs 4-mères, tandis que c'est le cas général pour tous les autres genres.

2. *Mouriri* conserve également un ovaire pluri(4-5)-loculaire, tandis que les genres paléotropicaux sont uniloculaires, ou parfois avec des cloisons vestigiales : 4 chez *Memecylon* sect. *Mouririoidea* ; 2 chez *Warneckea*.

3. Les *Warneckea* (sect. *Warneckea*) ont un calice manifestement imbriqué-amplexé (Fig. 2), ce qui semble en corrélation avec un ovaire vestigial 2-loculaire ; chez les espèces africaines (sect. *Strychnoideae*), ce caractère s'atténue et ne peut être décelé que sur l'alabastre. Enfin, à Madagascar, les *Memecylon* des sect. *Capuronia* et *Humbertocylon* ont conservé un calice imbriqué.

4. D'après la présence généralisée de la glande staminale [1] chez les *Memecylon* africains, j'avais supposé que ce caractère était plésiomorphe (1984, 1985). En réalité, il s'agit d'une acquisition récente, variable selon les espèces chez *Warneckea*, ou caractéristique de certains groupes chez d'autres genres. Ainsi, les *Lijndenia* en possèdent en Asie, mais en sont dépourvus à Madagascar ; quant à la principale espèce africaine, *L. barteri*, elle présente une glande obsolète. Chez les *Memecylon*, les sections malgaches *Capuronia, Humbertocylon, Prememecylon* et *Clavistamina*, ainsi que la section afro-malgache *Pseudonaxiandra*, n'ont pas de glande. C'est donc environ la moitié des *Memecylon* malgaches qui ont une étamine primitive.

5. Les types de plantules séparent les *Memecyleae* en deux groupes bien distincts.

6. L'évolution des cotylédons s'est faite par hétérocotylie dans le type mouririoïde, et par différenciation des structures dans le type mémécyloïde (Fig. 4).

7. La nervation acrodrome typique s'est maintenue chez *Warneckea* [2], *Spathandra, Lijndenia* et quelques *Memecylon* (sect. *Afzeliana*). L'ensemble des *Mouriri*, et la plupart des *Memecylon*, n'ont plus qu'une nervation acrodrome dégradée par évanescence des nervures latérales.

8. On peut admettre que, initialement, le mésophylle n'était pas « encombré » de sclérites de plus en plus différenciées. C'est encore le cas des *Warneckea* malgaches qui en sont tous dépourvus. Le caractère est inconstant chez les espèces africaines, sous forme de sclérites dispersées et peu différenciées.

Stomates. — Malgré le faible nombre des espèces examinées, on peut avancer, d'après MENTINK & BAAS (1992), que *Warneckea, Mouriri* et *Memecylon* auraient un type primitif de stomates (paracytique), tandis que *Lijndenia* (*L. capitellata*, asiatique) présenterait plusieurs types évolués.

Obdiplostémonie. — Caractéristique des *Mouriri* (MORLEY, 1953), cette disposition des étamines peut s'observer chez certaines espèces (p. 263).

Caryologie. — Selon FAVARGER (1962) les nombres chromosomiques de base seraient différents chez *Warneckea* (x = 12) et *Spathandra* (x = 7).

Types végétatifs. — On peut encore citer cette différence entre *Mouriri* et *Memecyleae* d'Afrique : la croissance des *Mouriri* est immédiatement sympodiale, CREMERS (1986), tandis que celle des *Memecylon* et autres est monopodiale jusqu'à constitution du houpier [3].

En résumé, parmi les genres paléotropicaux c'est *Warneckea* qui paraît le plus primitif, avec des tendances évolutives évidentes. Puis c'est *Memecylon* qui est le plus riche en caractères, tant primitifs qu'évolués. *Lijndenia* est peu diversifié malgré sa large extension géographique. La seule espèce de *Spathandra* présente surtout des caractères récents, auxquels on peut ajouter la pubescence des organes parafloraux, ce qui est exceptionnel dans la famille.

1. Ces glandes ne sont pas nectarifères mais oléifères. Elles sont cependant visitées par les butineurs (RENNER, 1984*a*).

2. Une nervation acrodrome réelle peut être masquée chez les espèces sclérophylles.

3. En Afrique on peut ainsi distinguer en forêt les jeunes sujets de *Memecylon* de ceux des *Strychnos* (A. J. M. LEEUWENBERG).

B. — *Osbeckieae.*

Nous avons déjà évoqué comment plusieurs des propositions pertinentes de Bentham (1849) et de Naudin (1849-50) concernant les *Osbeckieae*, furent négligées (*Genera Plantarum*, 1867) au profit d'une classification horizontale, basée sur les états du dimorphisme staminal. Pour se disculper des incessantes péripéties nomenclaturales entre les genres, *Osbeckia, Dissotis* et *Antherotoma*, les auteurs ont d'abord invoqué l'existence d'un « complexe » qu'ils ont ensuite qualifié de « phylum ».

Ainsi, A. & R. Fernandes (1954*a*), qui restituèrent opportunément aux *Dissotis* de nombreuses formes homostémones classées chez les *Osbeckia*, justifièrent leur démarche par cette séduisante hypothèse, selon laquelle les *Osbeckia* seraient les éléments primitifs d'un phylum, dont les *Dissotis* seraient les éléments évolués. De sorte que certaines formes homostémones seraient, soit récessives, soit destinées à l'hétéromorphie.

Favarger (1952 : 40) avait déjà présenté cette même opinion : « La cytologie confirme l'idée que le genre *Dissotis* constitue en quelque sorte l'avant-garde évoluée du genre *Osbeckia* ». J'avais moi-même supposé une souche *Osbeckia* d'où seraient issus les différents groupes de *Dissotis* que nous connaissons.

Or, en utilisant conformément à nos observations (p. 252 & *seq.*), la morphologie staminale comme premier caractère pour l'établissement des genres d'*Osbeckieae*, nous réfutons absolument une telle filiation : il n'y a pas de complexe *Osbeckia-Dissotis-Antherotoma*. En revanche, nous démontrons la parfaite autonomie de ces trois genres et en rechercherons les origines respectives.

1. Le genre *Osbeckia* L. (1753). type : *O. chinensis* L.

Hansen (1977), qui avait fait une étude exhaustive des *Osbeckia* asiatiques, et ramené leur nombre à une trentaine, estimait que l'effectif africain était de même importance, sans qu'il y ait d'espèces communes. Selon d'autres spécialistes (A. & R. Fernandes ; Jacques-Félix), il n'y aurait que quelques espèces africaines (4, pour nous), les autres étant classées comme *Dissotis*. La divergence est d'importance et dénote des concepts différents.

Morphologie staminale. — Le moindre allongement du connectif, jugé suffisant par les auteurs africains contemporains pour opposer les *Dissotis* aux *Osbeckia*, n'est pas décisif. En effet, c'est également un élément de la diagnose du genre *Osbeckia* d'après l'espèce-type *O. chinensis* (Fig. 6, *5*) : « ...connective prolonged into a small collar » (Hansen, 1977 : 51). Chez la plupart des autres espèces asiatiques, cette collerette est plus ou moins développée et rabattue, diversement lobée, etc.

Le type staminal des *Osbeckia* peut présenter les états suivants : 1) articulation sans pédoconnectif, ni appendices ; 2) pédoconnectif obsolète sans appendices ; 3) connectif directement appendiculé par une collerette toujours présente du côté dorsal et sans appendices frontaux linéaires ; 4) articulation parfois perceptiblement distancée de l'anthère, simulant un pédoconnectif comparable à celui de *Dissotis thollonii* (Fig. 7, *7*). De plus, Hansen (1977) cite quelques exceptions : *O. aspericaulis* a une articulation sessile avec 2 lobes frontaux bien définis ; *O. thorellii* est modérément hétérostaminé par inégalité des filets.

En résumé, toute excroissance basale du connectif est toujours au moins représentée sur le côté dorsal, ce qui implique une articulation axiale et une étamine basifixe selon notre

définition (p. 254). Aucune de ces modalités morphologiques n'est observable chez les *Dissotis* (*sensu-stricto*).

Origine. — Si nous postulons que les *Osbeckia* à connectif sans appendices ni épaississement sont les plus primitifs, c'est en Afrique que nous les trouvons, où ils sont représentés par *O. porteresii*, par ex., dont quelques autres caractères sont inhabituels : hypanthium sans émergences, mais pourvu de poils glanduleux ; pétales jaunes, etc. Les autres *Osbeckia* africains ont également des étamines peu évoluées : *O. decandra*, que SMITH (1813) rapportait assez justement à *O. zeylanica* ; *O. praviantha*, de type végétatif banal, mais à étamines primitives ; *O. togoensis*, aux étamines un peu inégales mais homomorphes.

En conclusion, les *Osbeckia* africains sont parmi les moins évolués du genre et les moins susceptibles d'être confondus avec les *Dissotis* ou les *Antherotoma*.

2. LE GENRE *ANTHEROTOMA* Hook. f. (1867). TYPE : *A. naudinii* Hook. f.

Nous rapportons à ce genre, considéré longtemps comme monotypique quelques espèces dont les attributions, soit aux *Osbeckia*, soit aux *Dissotis*, n'ont cessé d'être controversées. Ce sont des plantes néoténiques, dont nous avons souligné la variabilité de toutes leurs parties (p. 260).

Morphologie staminale (Fig. 6). — C'est une étamine dorsifixe, dont le pédoconnectif est rigoureusement dépourvu de talon et dont l'excurrence, si réduite soit-elle, est toujours présente, bilobée ou bipartite, parfois apparemment bituberculée lorsque la réduction de croissance est extrême. Ce type staminal est absolument original et ne peut être confondu avec ceux des genres *Osbeckia* et *Dissotis*.

Origine. — C'est ici que nous pouvons reprendre l'idée de A. & R. FERNANDES (1954*a*), selon laquelle les spécimens osbeckioïdes de certains groupes, seraient les états récessifs d'un type ancestral. Celui-ci devrait être frutescent, homostémone et du type staminal requis. A défaut de ce modèle, nous avons retenu *A. debilis*, bien qu'il soit presque toujours hétérostaminé.

En conclusion, ces plantes, qui furent longtemps considérées comme des maillons entre *Osbeckia* homostémones et *Dissotis* hétérostémones, appartiennent, tant par leur type staminal que par la position de leur centre d'origine (Fig. 12), à une lignée d'*Osbeckieae* absolument indépendante.

3. LE GENRE *DISSOTIS* Benth. SUBG. *DISSOTIS*.

sect. *Dissotis*. — TYPE : *D. grandiflora* Benth.
sect. *Macrocarpae* A. & R. Fern. — TYPE : *D. speciosa* Taub.

Une particularité, souvent évoquée dans les noms de genres : *Dionycha, Dichaetanthera, Dissotis*, etc., pour ne citer que des *Osbeckieae*, est la production, sur la base du connectif, de deux appendices, diversement linéaires à subulés. En réalité, on a souvent confondu, et attribué aux *Dissotis*, plusieurs des types staminaux que nous avons décrits plus haut (p. 261). Nous revenons ici au concept initial défini par le seul type staminal dont les appendices sont géminés, non associés à un talon dorsal, ce qui le distingue, sans ambiguïté, tant des *Osbeckia* que des *Antherotoma*.

Origine. — Est à rechercher parmi les *Osbeckieae* arborescentes, dont les étamines, encore homomorphes, ont bien le type staminal caractéristique. Les plus représentatifs sont *Dionycha* et *Amphorocalyx*, de Madagascar ; puis, en Afrique, *Dionychastrum* enclenche le processus de l'allongement du connectif qui se poursuivra, indépendamment, chez les *Dichaetanthera* et les *Dissotis*.

Parmi les *Dissotis* homostémones, il convient de citer tout d'abord l'énigmatique *Dissotis pauciflora* (Bak.) Jac.-Fél., considéré jusqu'alors comme unique représentant du genre *Rhodosepala*, paléoendémique de Madagascar, où il serait en voie d'extinction (Perrier de la Bâthie, 1932 : 224, 239). Les espèces africaines qui lui sont alliées : *D. lebrunii, D. elegans*, etc., sont également orientales. Comme l'évolution des *Dissotis* s'est faite sur le continent, on pourrait penser que *D. pauciflora* serait une réintroduction dans l'île. Sans être tête de lignée, c'est bien une paléoendémique.

Les *Dissotis* sect. *Macrocarpae*, souvent frutescents, sont surtout orientaux, où ils offrent une gamme étonnante de l'ornementation hypanthiale (Wickens, 1975 : Fig. 9-12). Ils ne sont représentés à l'Ouest que par quelques espèces de liaison et paléoendémiques isolées. Même la sect. *Dissotis*, typifiée par le *D. grandiflora* occidental, est mieux représentée dans toute la région zambézienne, de la Tanzanie à l'Angola, que dans la région symétrique soudano-guinéenne.

Conclusions. — La souche des *Dissotis* est représentée par quelques genres arborescents zambézo-malgaches, dont le type staminal est caractérisé par un connectif, ou pédoconnectif, incurvé sur le dos, sans talon, et pourvu de deux appendices latéraux. Le centre de différenciation est zambézo-tanzanien, avec extensions sur les régions péri-congolaises.

4. Conclusions sur le pseudo-complexe *Osbeckia-Dissotis-Antherotoma*.

Nous réfutons absolument l'hypothèse phylogénétique, selon laquelle les *Osbeckia* seraient les éléments primitifs homostémones d'une lignée dont les *Dissotis*, hétérostaminés, seraient dérivés, avec des espèces intermédiaires inclassables.

Les trois genres que nous avons distingués d'après leurs caractères staminaux sont, eux-mêmes, diversement homo ou hétéro-stémones : les *Osbeckia* entre des limites extrêmement étroites ; les *Dissotis* et *Antherotoma* selon une gamme beaucoup plus étendue.

Ils se sont différenciés indépendamment dans des foyers largement séparés. Les *Osbeckia* sur la périphérie septentrionale de l'aire générale, dont le foyer initial ne peut être déterminé, mais ont une aire résiduelle ouest-africaine ; les *Dissotis* sont issus du foyer oriental zambézo-tanzanien ; les *Antherotoma* sont apparus sur la périphérie méridionale de l'aire générale, avec un centre actuel zambézo-transvaalien (p. 282 et Fig. 12, 21).

Il est remarquable de constater que les *Antherotoma*, que l'on supposait les plus proches des *Osbeckia* par leur aspect végétatif et leurs osbeckioïdies fréquentes, en sont nettement distincts. S'il est vrai que ces trois genres partagent le même nombre chromosomique ($n = 10$), ce qui les séparent des *Melastomastrum* ($n = 17$) et *Heterotis* ($n = 16$), ils n'ont d'autres caractères communs que ceux communs aux *Osbeckieae*.

Les faux *Dissotis* asiatiques. — Notre rejet d'une filiation *Osbeckia-Dissotis* confirme l'opinion de A. & R. Fernandes (1954*c*) selon laquelle les *Melastomataceae* de la péninsule indochinoise, décrites comme *Dissotis*, ne sont ni apparentées ni disjointes du genre africain et sont d'origine *in situ*. Leur souche est à rechercher parmi les *Osbeckieae* asiatiques homostémones.

NOMENCLATURE

Antherotoma (Naud.) Hook. f.

Gen. Pl. 1 : 745 (1867).
— *Osbeckia* L. sect. *Antherotoma* NAUD., Ann. Sci. nat., sér. 3, 14 : 55 (1850) ; Melast. Mon. 1 : 188 (1850).
— *Dissotis* BENTH. subg. *Osbeckiella* A. & R. FERN. sect. *Osbeckiella*, Bol. Soc. Brot., sér. 2, 43 : 285 (1969). Type : *D. debilis* (Sond.) Triana.
— *Dissotis* BENTH. subg. *Osbeckiella* A. & R. FERN. sect. *Senegambia* JAC.-FÉL., Adansonia, sér. 2, 20 (4) : 425 (1981). Type : D. *senegambiensis* (Guill. & Perr.) Triana.

ESPÈCE-TYPE : *Antherotoma naudinii* Hook. f.

1. **Antherotoma senegambiensis** (Guill. & Perr.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Osbeckia senegambiensis* GUILL. & PERR., Fl. Seneg. Tent. 1 : 310 (1833).
— *Dissotis senegambiensis* (GUILL. & PERR.) TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 58 (1872).

TYPE : *Leprieur s.n.*, Sénégal, mai 1826 (holo-, P).

2. **Antherotoma phaeotricha** (Hochst.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Osbeckia phaeotricha* HOCHST., Flora 27 : 424 (1844).
— *Dissotis phaeotricha* (HOCHST.) HOOK. f., Fl. Trop. Afr. 2 : 451 (1871).

TYPE : *Krauss 201*, Afrique du Sud (holo-, B, *delet.* ; iso-, BM, K).

3. **Antherotoma naudinii** Hook. f.

Gen. Pl. 1 : 745 (1867).
— *Osbeckia antherotoma* NAUD., Ann. Sci. Nat., sér. 3, 14 : 55 (1850).

SYNTYPES : *Bojer s. n.*, Madagascar (K) ; *Boivin 3418*, Comores (K, P).

4. **Antherotoma debilis** (Sond.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Osbeckia debilis* SOND., Linnaea 23 : 47 (1850), *non* NAUD. (= *O. zeylanica*).
— *Dissotis debilis* (SOND.) TRIANA, Trans. Linn. Soc. 28 : 58 (1872).

TYPE : *Zeyher 539*, Afrique du Sud. (holo-, S ; iso-, BM, K).

5. **Antherotoma irvingiana** (Hook. f.) Jac.-Fél., *comb. nov*[1].

— *Dissotis irvingiana* HOOK. f., Bot. Mag. 85, *tab. 5149* (1859).

SYNTYPES : *Irving 119* (K), *Barter 1025* (K), Nigeria.

1. Selon WICKENS (1975) est synonyme de *A. senegambiensis*. Pour nous, les formes osbeckioïdes (accidentelles) d'*A. irvingiana* ne sont pas comparables à *A. senegambiensis*.

6. **Antherotoma gracilis** (Cogn.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Dissotis gracilis* COGN., Mon. Phan. 7, Melast. : 366 (1891).

TYPE : *Welwitsch 921*, Angola (holo-, G ; iso-, BM, COI, LISU, P).

7. **Antherotoma densiflora** (Gilg) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Osbeckia densiflora* GILG, Mon. Afr. 2, Melast. : 8 (1898).

TYPE : *Buchanan 487*, Malawi (lecto-, K).

8. **Antherotoma tisserantii** (Jac.-Fél.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Dissotis tisserantii* JAC.-FÉL., Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 10 : 633, *tab. 3* (1938).

TYPE : *Tisserant 1256*, Centrafrique (holo-, P ; iso-, BM).

9. **Antherotoma angustifolia** (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Dissotis angustifolia* A & R. FERN., Bol. Soc. Brot., sér. 2, 28 : 181, *tab. II* (1954).

TYPE : *Barbosa 2073* (holo-, COI ; iso-, LMA).

10. **Antherotoma tenuis** (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Dissotis tenuis* A. & R. FERN., Bol. Soc. Brot., sér. 2, 43 : 291, *tab. I* (1969).

TYPE : *Edwards 802* (holo-, COI ; iso-, SRGH).

11. **Antherotoma clandestina** Jac.-Fél.

Adansonia, sér.2, 11 (3) : 545, *tab.1* (1971).

TYPE : *Jacques-Félix 8672*, Cameroun (holo-, P).

Observations : Quelques autres espèces de la Région zambézienne se rapportent probablement à ce même genre, mais ne sont pas suffisamment connues pour être l'objet de présentes combinaisons.

Dissotis pauciflora (Bak.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Rhodosepala pauciflora* BAK., J. Linn. Soc. Bot. 22 : 475 (1887) ; COGNIAUX, Mon. Phan. 7, Melast. : 338 (1891) ; H. PERRIER, Mém. Acad. Malgache 12 : 9 (1932) ; Fl. Madag., fam. 153 : 8 (1951). Type : *Baron 4909* (holo-, K ; iso-, P).
— *Rhodosepala procumbens* COGN., Mon. Phan. 7, Melast. : 339 (1891).
— *Rhodosepala erecta* COGN., Mon. Phan. 7, Melast. : 339 (1891).
— *Dissotis hildebrandtii* KRAENZ., Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zrich 76 : 15 (1931). Type : *Hildebrandt 3903* (holo-, Z).
— *Dissotis senegambiensis sensu* JAC.-FÉL., Adansonia, sér. 2, 17 (1) : 77 (1977) ; *non D. senegambiensis* (GUILL. & PERR.) TRIANA.

Lorsque, en 1977, j'avais identifié cette espèce au *D. senegambiensis*, je n'avais pas encore apporté toute l'attention désirable à la stricte morphologie des étamines (1981*a*). C'est un excellent *Dissotis* homostémone (Fig. 7, *3*), tandis que je range *D. senegambiensis* avec les *Antherotoma*.

Heterotis sylvestris (Jac.-Fél.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Dissotis sylvestris* Jac.-Fél., Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 10 : 632 (1938) ; Keay, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 : 256 (1954).

Type : *Jacques-Félix 2088* (holo-, P).

Osbeckia decandra (Sm.) DC.

Prodr. 3 : 143 (1828).
— *O. zeylanica* var. *decandra* Sm. (1813) ; Gilg, Mon. Afrik. 2, Melast. : 7 (1898) ; Keay, Kew Bull. 1952 : 164 (1952), clarifie la question en confirmant la synonymie d'*O. afzelii* et en affirmant sa distinction d'*Antherotoma naudinii* ; Keay, FWTA, éd. 2, 1 : 249 (1954). Type : *Afzelius s.n.* (BM).
— *Dissotis decandra (*Sm.) Triana, Trans. Linn. Soc. 28 : 58 (1871) : « Le connectif se prolonge légèrement au-dessous des loges des anthères, ce qui éloigne la plante du genre *Osbeckia* ».
— *Antherotoma afzelii* Hook. f., FTA 2 : 444 (1871). Type : *Afzelius s.n.* (BM).
— *Antherotoma decandra* (Sm.) A. & R. Fern., Bol. Soc. Brot. 28 : 70 (1954) : « Nous ne croyons pas que l'existence de fleurs pentamères et le manque d'appendice dans le pédo-connectif chez *O. decandra* (Sm.) DC. puissent se considérer comme des caractères suffisants... ».
— *Osbeckia afzelii* (Hook. f.) Cogn., Monogr. Phan. 7 : 330 (1891) ; Gilg, Mon. Afrik. 2, Melast. : 6, *tab. 1C* (1898), cite ce taxon, mais fait remarquer qu'il est très probablement établi sur le même type que celui d'*O. decandra* ; Jacques-Félix, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 7 : 370 (1935), rappelle l'existence de ce taxon, omis *in* FWTA, ed. 1 (1927) où *O. decandra* n'est lui-même cité qu'avec doute, les spécimens étant confondus avec *Antherotoma naudinii*.

Chaetolepis gentianoides (Naud.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Nerophila gentianoides* Naud., Melast. Mon. Tent. : 211, *in* Ann. Sc. Nat., sér. 3, 13 : *tab. 8* (1849), 14 : 120 (1850) ; Triana, Trans. Linn. Soc. 28 : 55, *tab. 4* : 38 (1872) ; Cogniaux, Monogr. Phan. 7 : 336 (1891) ; Gilg, Monogr. Afr. 2, Melast. : 4, *tab. 1, f* (1898) ; Keay, FWTA, éd. 2, 1 : 246 (1954) ; A. & R. Fernandes, Garcia de Orta 2 : 277 (1954) ; Jacques-Félix, Icônes Plant. African. 3 : 49 (1955).

Type : *Heudelot 668* (holo-, P).

Naudin, après avoir établi (p. 211) et figuré (tome 13, pl. 8) le genre *Nerophila*, nomme quelques pages plus loin (p. 232) et figure (tome 14, pl. 5) le *Chaetolepis alpina*, sans remarquer l'identité générique entre ces deux plantes. Exactement, il a bien mentionné et figuré les soies intersépalaires chez *Chaetolepis*, mais a omis ce détail dans la diagnose et l'illustration du genre *Nerophila*. Ce n'est que dans la description spécifique qu'il cite ce caractère parfaitement présenté par le spécimen de Heudelot (fig. 1).

Cette attribution de deux espèces affines à des genres différents, par un auteur particulièrement sagace, témoigne de ce que prévalait alors la conviction qu'un même genre de *Melastomataceae* ne pouvait être commun à l'Ancien et au Nouveau Monde.

MELASTOMATACEAE DU CONTINENT AFRICAIN : LEURS RAPPORTS AVEC CELLES DES AUTRES RÉGIONS.

	Amérique	Afrique	Région Malgache	Indo-Malaisie
A. MEMECYLOIDEAE				
I. Memecyleae	- - - - - - - -	- - - - - - - -	- - - - - - - -	- - - - - - - -
1. *Memecylon*	0	± 50	+	+
2. *Warneckea*	0	24	+	?
3. *Lijndenia*	0	2	+	+
4. *Spathandra*	0	1	0	0
B. MELASTOMATOIDEAE				
II. Tibouchineae	- - - - - - - -	- - - - - - - -		
5. *Chaetolepis*	+ +	1	0	0
6. *Guyonia*	0	2	0	0
III. Miconeae	- - - - - - - -	- - - - - - - -		
? *Leandra*	+ +	1 ?	0	0
IV. Osbeckieae		- - - - - - - -	- - - - - - - -	- - - - - - - -
7. *Osbeckia*	0	4	0	+ + +
8. *Antherotoma*	0	11	+	0
9. *Dissotis*	0	± 120	+	?
10. *Heterotis*	0	14	0	0
11. *Melatomastrum*	0	6	0	0
12. *Cailliella*	0	1	0	0
13. *Tristemma*	0	15	+	0
14. *Dichaetanthera*	0	8	+ +	0
15. *Dionychastrum*	0	1	0	0
16. *Pseudosbeckia*	0	1	0	0
V. Feliciadamieae		- - - - - - - -		
17. *Feliciadamia*	0	1	0	0
VI. Sonerileae		- - - - - - - -	- - - - - - - -	- - - - - - - -
18. *Amphiblemma*	0	13	0	0
19. *Cincinnobotrys*	0	7	0	0
20. *Calvoa*	0	19	0	0
21. *Preussiella*	0	2	0	0
22. *Dicellandra*	0	3	0	0
23. *Gravesia*	0	5	+ + +	0
VII. Dissochaeteae		- - - - - - - -	- - - - - - - -	- - - - - - - -
24. *Medinilla*	0	3	+ + +	+ + + +
25. *Ochthocharis*	0	2	0	+ + +
26. *Dinophora*	0	1 *	0	0

Le signe + indique la présence du genre.
Le signe * indique qu'il y a une sous-espèce.
Les tirets indiquent l'extension de la tribu.

Le bilan des *Melastomataceae* d'Afrique, tel qu'il se présente un siècle après la Monographie de Cogniaux, est de : **7 tribus**, **26 genres**, environ **320 espèces**. Le constat est cruel. Ce peuplement reste bien en arrière de celui de l'Empire néotropical et de celui des Régions indo-malaises. Nous verrons plus loin pourquoi.

IV. PEUPLEMENT DU CONTINENT AFRICAIN : LES SOUCHES INITIALES

Les exigences des *Melastomataceae* font que leur extension est limitée aux climats équatoriaux chauds et humides (plus rarement à quelques régions subtropicales et tempérées non arides). Elles y occupent principalement des formations fermées ou protégées : forêt, stations-refuges, etc. De plus, leurs diaspores ne sont généralement guère aptes à des transports lointains.

Cependant, avec un contingent de quelque 5000 espèces, elles s'étendent sur l'ensemble des terres émergées de cette zone intertropicale : continents américain et africain ; franges continentales et terres insulaires de l'Indo-Malaisie. Cette vaste répartition est surtout bien traduite par les *Memecyleae* qui, bien que constituées d'essences ligneuses, à diaspores lourdes, sont néanmoins présentes dans toutes les forêts néo- et paléo-tropicales, depuis l'Amérique jusqu'aux Philippines.

Non seulement cette famille est ainsi morcelée entre plusieurs régions phytogéographiques que des barrières océaniques séparent, mais aussi, certains taxa, de rang tribal, générique ou spécifique, sont eux-mêmes disjoints.

Comment cette situation a-t-elle pu se développer, alors qu'elle suppose qu'aucune discontinuité géographique importante ait pu l'entraver ? A. & R. Fernandes (1954) pour l'Afrique, Nayar (1972) de façon plus approfondie pour l'Indo-Malaisie, se sont rallié à l'hypothèse de la dérive des continents, selon laquelle les *Melastomataceae* se seraient étendues et différenciées en groupes initiaux sur le vaste continent du Gondwana, avant qu'il ne se disloque. C'est cette conception que nous faisons nôtre.

En effet, en raison de sa propre position, l'Afrique est souvent prise comme référence par les paléogéographes eux-mêmes, de sorte que la composition floristique de ce Continent est un excellent argument dans la discussion de la thèse wegenerienne.

Notre tableau (p. 273) permet déjà de distinguer : d'une part, les taxa plurirégionaux et disjoints et, d'autre part, ceux dont l'aire est restée cohérente, c'est-à-dire exclusivement africaine. Après avoir développé ces particularités chorologiques actuelles, nous essaierons de les corréler avec les événements paléogéographiques qui ont affecté le Continent.

ÉLÉMENT NÉOTROPICAL

A. — Les abandonnés de Wegener.

Nous citons ici les représentants de groupes dont les centres de développement sont manifestement américains (Fig. 8).

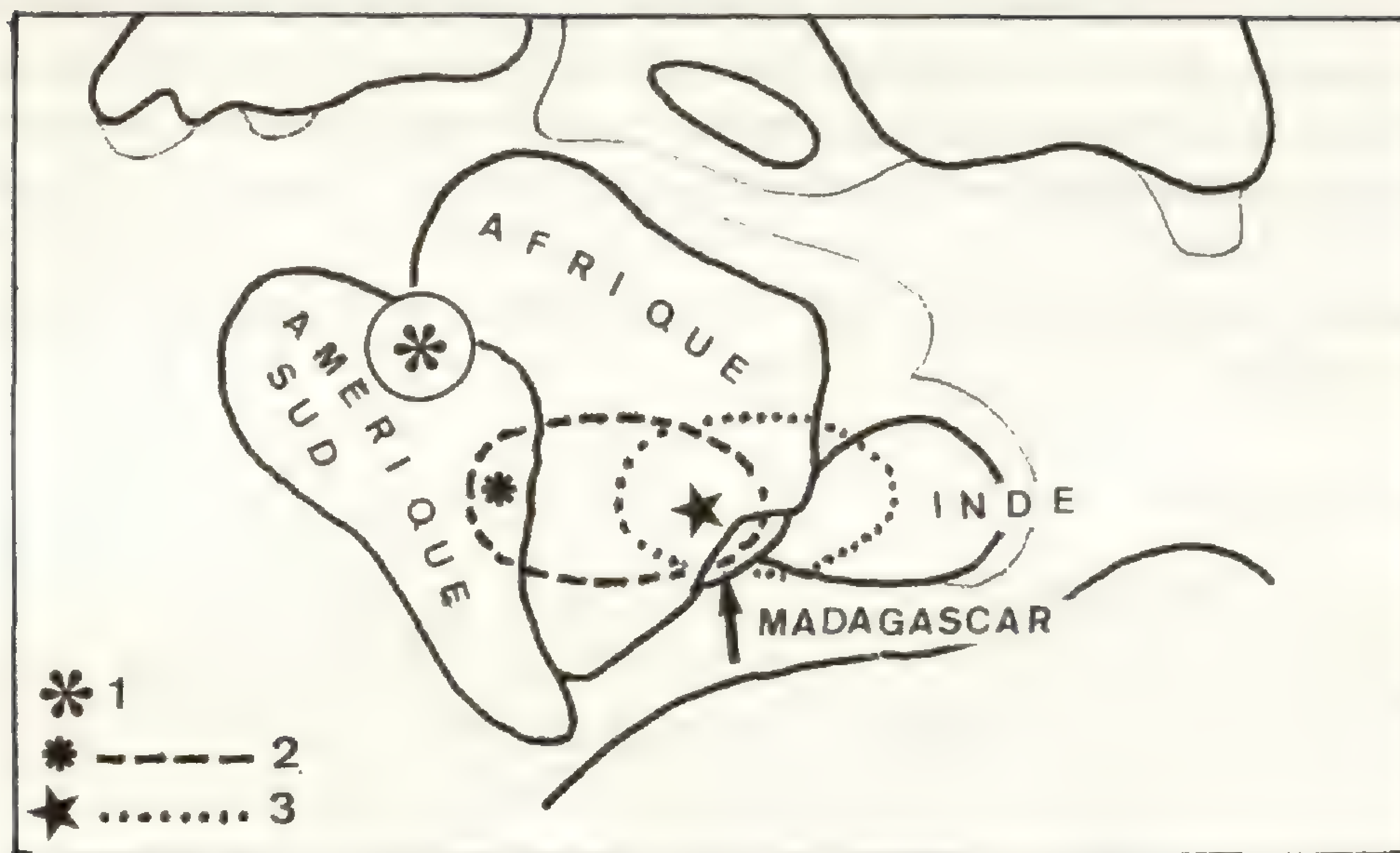


Fig. 8. — Foyers gondwaniens présumés : **1**, du genre *Chaetolepis* ; **2**, des *Memecyleae* primitives : *Mouriri* et *Warneckea* ; **3**, des *Memecyleae* paléotropicales évoluées.

1. *Chaetolepis gentianoides.*

Déjà, en 1955, j'avais eu à reconnaître que le *Nerophila gentianoides* Naud. se rapprochait des *Chaetolepis* américains, et Wurdak (in litt.) partageait cette opinion. Je pense, aujourd'hui, que la combinaison s'impose (p. 272).

Il s'agit bien d'une espèce qui témoigne de la disjonction d'une aire guyano-africaine du genre *Chaetolepis*. Malgré sa prolificité évidente, son extension reste limitée à quelques biotopes de Guinée-Bissao, de Guinée et Sierra Léone. Il est remarquable que les grès cambriens de Guinée sont, à la fois, le refuge du *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., ancré sur les falaises, et du *Chaetolepis* sur les replats tourbeux. Il est probable que ces stations immuables ont permis le maintien de paléoendémiques au travers des vicissitudes subies par l'Afrique occidentale ; transgression marine Bénoué-Tchad ; fluctuations climatiques, etc.

2. Genre *Guyonia.*

Malgré une vaste extension sur toute la Région guinéo-congolaise ainsi qu'en Ouganda et Tanzanie, ce genre n'a que 2 espèces, que l'on pourrait, tout aussi bien, réduire à une seule [1]. Tant par leurs caractères que par leur biologie, ces petites plantes fragiles n'appartiennent pas aux *Osbeckieae* (*sensu-stricto*). Triana (1872 : 164) rapprochait déjà *Guyonia* d'*Aciotis*. La graine elle-même se rapporte mieux au type « tibouchinoïde », décrit par Whiffin & Tomb (1972), qu'à celui des *Osbeckieae*. Cependant, comme les *Aciotis* sont tous parfaitemnt homogènes par leur fleur 4-mère et leur ovaire 2-loculaire, ils ne peuvent intégrer *Guyonia*, qui est régulièrement 5-loculaire et, normalement, 5-mère.

1. L'espèce-type, *G. tenella* Naud. est moins répandue que *G. ciliata* Hook. f.

Favarger (1962) a reconnu que le nombre chromosomique n = 9 est commun aux *Nerophila* et *Guyonia*, et correspond également au nombre de base des *Tibouchineae*. Il ajoute : « Il est hors de doute que ces deux genres représentent en Afrique une petite phalange d'espèces primitives qui a pris naissance à une époque où Afrique et Amérique du Sud étaient reliées entre elles ».

En conclusion, nous considérons que les *Tibouchineae* (*sensu-stricto*) sont cependant représentées en Afrique.

B. — Les fantômes.

Leandra quinquenervia (DC.) Cogn. (= *Miconia africana* Jac.-Fél. : Wurdack, *Phytologia* 20, 1970), a bien été récolté en Guinée Equatoriale par Guiral. Ce spécimen a été déposé à Paris (P) en 1885, avec un lot de 80 espèces, parmi lesquelles se trouvait *Tristemma hirtum* P.B., labellé : « *Guiral s.n.*, Exploration du Bénito, dans la forêt près de la mer (a.1884) ». En 1938, j'avais pensé un peu vite qu'il s'agissait de la disjonction d'une des espèces du genre *Miconia*, qui en compte un millier en Amérique. En réalité, du fait que la récolte africaine correspond exactement à l'espèce américaine (Wurdack, 1970), et qu'elle a été faite dans une station littorale, on peut penser qu'il s'agit d'une introduction passive, imputable au trafic maritime, à une date post-colombienne. Ce serait un exemple parmi d'autres.

Cependant, cette plante n'est pas une rudérale, et n'a pas davantage le comportement des amphiatlantiques que nous connaissons. En conclusion, malgré notre ignorance de son maintien dans un biotope naturel, nous considérons sa présence en Afrique comme probable.

C. — Les intruses.

Quelques *Melastomataceae* américaines ont été introduites en Afrique, de manière accidentelle ou intentionnelle. *Tibouchina viminea* (DC.) Cogn., s'échappe parfois des jardins. *Heterocentron subtriplinervium* (L. & O.) A. Braun & Bouché, est dans ce même cas (Wickens, 1975). *Bellucia axinanthera* Triana, introduit antérieurement à 1914 dans quelques localités du Cameroun et du Zaïre, se maintient toujours dans ces stations. Quant au fâcheux *Clidemia hirta* (L.) D. Don, introduit passivement en Afrique orientale (via l'Indo-Malaisie ?), il tend à devenir pantropical.

ÉLÉMENT PALÉOGONDWANIEN ? Rapports *Mouriri-Warneckea* (Fig. 8).

En raison de leur ancienneté et de leur homogénéité de groupe peu évolué, les *Memecyleae* sont les seules dont l'extension Ancien-Nouveau Monde n'a jamais été contestée. On pourrait s'étonner alors de ce qu'il n'y ait pas de genre commun. Même après discussion approfondie, Morley (1953) a admis que les genres *Mouriri* et *Memecylon* (*sensu-lato*) sont bien distincts [1].

Depuis cette époque, la réhabilitation du genre *Warneckea*, dont la plantule est du même type que celle des *Mouriri*, repose la question. Ce caractère primitif, et quelques autres,

1. Chen Cheih (1991). — *On the delimitation of Memecylon and Mouriri (Melastomataceae : Memecyloideae)*. First Intern. Melastom. Symposium, Washington. Non vu.

rapprochent effectivement ces deux genres de la souche même des *Memecyleae*, dont l'aire se situait à l'ouest du Gondwana ; cela rejoint l'idée de MORLEY (1953), pour lequel les *Memecylon* (*sensu lato*) seraient dérivés des *Mouriri* et seraient apparus sur le continent américain.

Cependant, il est évident qu'ils se sont différenciés antérieurement à la fracture atlantique, et ont évolué différemment. Quant à la lignée plus récente, dont l'origine se trouvait plus à l'Est, elle a produit les genres paléotropicaux.

ÉLÉMENTS PALÉOTROPICAUX.

Les rapports de l'Afrique avec l'Indo-Malaisie et Madagascar sont beaucoup plus complexes. On peut en reconnaître quatre types : 1) ceux qui concernaient l'ensemble paléotropical, Madagascar et Inde (aires des *Memecyleae*, par ex.) ; 2) ceux qui sont intervenus à une latitude excluant Madagascar (aires des *Ochthocharis*, par ex.) ; 3) ceux qui ont eu lieu dans la zone mésotherme nord par la voie sindienne ; 4) ceux qui furent exclusifs avec Madagascar, certaines aires ayant même été communes.

A. — *MEMECYLEAE.*

Seules représentantes des *Memecyloideae* (ou *Memecylaceae* selon la classification actuelle), leur histoire est entièrement recentrée sur la région afro-malgache. Trois genres sont disjoints : *Memecylon* et *Lijndenia*, paléotropicaux ; *Warneckea*, afro-malgache ; *Spathandra*, exclusivement africain.

B. — *OSBECKIEAE* (+ *TIBOUCHINEAE*).

Selon la conception classique, c'est en Afrique qu'elles sont le mieux représentées : 13 genres pour la région afro-malgache, contre 4 seulement pour l'Indo-Malaisie, *Osbeckia* étant le seul qui soit commun et disjoint. Si l'on y ajoute les quelques 28 genres de *Tibouchineae*, cela rend encore plus évident que cette lignée pantropicale s'est surtout développée à l'ouest du continent gondwanien. Il convient de préciser que le caractère invoqué pour distinguer ces deux tribus, est que l'ovaire est libre chez les *Tibouchineae* (c'est le cas des *Guyonia*), tandis qu'il est plus ou moins soudé à l'hypanthe chez les *Osbeckieae*.

C. — *SONERILEAE* (+ *BERTOLONIEAE*).

Les *Sonerileae* proprement dites occupent toute l'aire paléotropicale, depuis l'Indo-Malaisie, où elles atteignent leur maximum aux Iles de la Sonde (130 espèces), jusqu'à l'Afrique occidentale. L'adjonction des *Bertolonieae* ne modifie pas le mode de répartition en quatre centres indépendants de développement : asiatique, malgache, ouest-africain, américain. L'absence de genres disjoints afro-asiatiques est donc à noter ; seul *Gravesia* est afro-malgache.

D. — *FELICIADAMIEAE.*

Une énigme. — En juillet 1949, J.-G. ADAM, collecteur intrépide et botaniste éprouvé, récoltait parmi les éboulis gneisso-granitiques de piedmont du Konosso en Guinée, une

Mélastomatacée que j'ai décrite en 1951, sous le nom d'*Adamia stenocarpa* [1], sans pouvoir lui trouver une tribu d'accueil.

Par son isolement géographique et génétique, par son type biomorphologique peu compétitif, cette plante ne pouvait être qu'une paléoendémique d'une lignée plus représentative. Nous avons donc pensé, soit à *Sonerila*, qui comme elle possède un ovaire 3-loculaire, soit surtout aux *Bertolonieae*, dont elle se rapproche davantage par son anisomérie.

En réalité, la structure « onagroïde » du gynécée la détache de ces deux tribus, ainsi que de tous les autres taxa que nous connaissons. C'est en raison de ce caractère, sur lequel il convient d'attirer l'attention, que nous proposons une tribu particulière, comme cela a été fait pour quelques espèces haplostémones néotropicales (*Cyphostyleae*). Paradoxalement, ce taxon paléoendémique présente une structure florale évoluée.

E. — *Dissochaeteae*.

Tout autre est l'histoire des *Dissochaeteae* qui sont essentiellement asiatiques, avec les Iles de la Sonde pour centre. Elles ne sont représentées en Afrique que par 3 genres, peu diversifiés.

1. *Dinophora*, genre paléoendémique.

Ce genre ne compte qu'une espèce, *D. spenneroides* (+ subsp. *montana* Troup.), qui égaie les sentiers forestiers de toute la région guinéo-congolaise, et est d'une apparence insolite parmi les autres *Melastomataceae*. Son nombre chromosomique n = 12 (Favarger, 1952), son fruit bacciforme, permettent d'attribuer ce genre aux *Dissochaeteae* et serait le seul exclusivement africain. Bentham, qui en fut le descripteur, pensait à une alliance avec les *Spennera* (*Aciotis*) néotropicaux, tandis que van Tieghem (1891*a*) le rangeait parmi les *Bertolonieae*. Son aire est identique à celle des *Ochthocharis* africains.

2. *Ochthocharis*, genre disjoint afro-indonésien (Fig. 9).

Les 7 espèces d'*Ochthocharis* (Hansen & Wickens, 1981) sont largement dispersées : surtout fréquentes à Bornéo, elles manquent significativement aux Indes et à Madagascar, tandis que 2 sont connues de la région guinéo-congolaise. Ces dernières, nommées antérieurement *Phaeoneuron*, ont toujours été classées chez les *Dissochaeteae* par les auteurs africains, tandis que les espèces asiatiques étaient attribuées « traditionnellement » aux *Oxysporeae*. Celles-ci, étant rattachées aux *Sonerileae* selon Renner (1991*a*), il se trouverait que les *Ochthocharis* figureraient, inexactement selon nous, parmi les *Sonerileae*. Nous maintenons ce genre chez les *Dissochaeteae* : le fruit indéhiscent, les caractères du bois (Vliet, 1981 : 417) etc., s'accordent avec cette position.

3. *Medinilla*, genre asiatique.

Non seulement les *Medinilla* se sont intensément diversifiés sur les archipels asiatiques, mais il est probable que leur foyer initial se situait également sur la partie orientale de l'aire gondwanienne. Avec 350 espèces environ en Asie, une cinquantaine à Madagascar, le genre serait allogène en Afrique avec 3 espèces seulement, à l'exception, peut-être, du *M. mirabilis*.

1. Le nom d'*Adamia* étant invalide, il a été corrigé par Bullock (*Kew Bull.*, 1962).

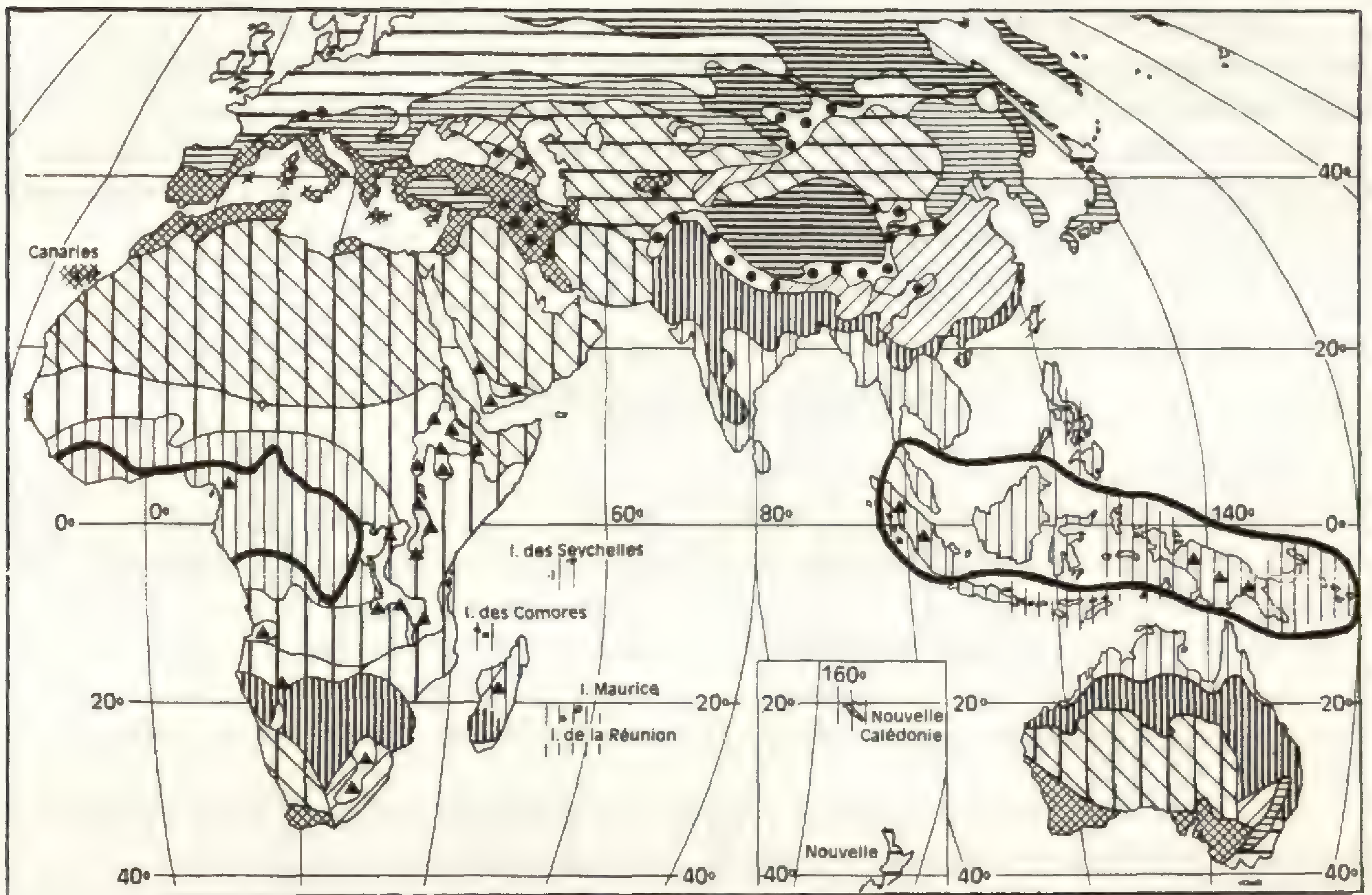


Fig. 9. — Aire disjointe des **Ochthocharis** (d'après HANSEN & WICKENS, 1981).

Miconieae et *Dissochaeteae* sont-elles un même phylum ? — La pauvreté du continent africain en *Dissochaeteae* ne plaide guère en faveur de la proposition de RENNER (1993), à moins d'imputer à des destructions préquaternaires, la bipolarité actuelle de ces deux importantes tribus (p. 301).

ÉLÉMENTS AFRICAINS HORS D'AFRIQUE

La seule Osbeckiée malgache que l'on pourrait supposer d'origine africaine est *Dissotis pauciflora* (Bak.) Jac.-Fél. (= *Rhodosepala pauciflora* Bak.). Il est plus probable que cette espèce s'est différenciée sur la limite orientale de l'aire des *Dissotis* et a été isolée par la fracture du Mozambique (p. 269).

Bien que la chronologie des découvertes ait fait que *Tristemma mauritianum* et *Antherotoma naudinii* ont été décrits de Madagascar et des Mascareignes, ce sont bien des espèces africaines, largement répandues sur le continent. Leur extension à ces deux îles est banale et imputable à la zoochorie. De toute façon, Madagascar a davantage donné que reçu dans ces échanges avec le continent.

Les émigrées. — A l'époque contemporaine, plusieurs espèces alliées du genre *Heterotis* (*H. rotundifolia, H. prostata, H. decumbens*) ont été introduites, passivement ou volontairement, à Madagascar, aux Mascareignes, en Indonésie et à Hawaï. Selon la description qu'en donne BAKHUIZEN (1946), l'espèce introduite à Java est bien *H. rotundifolia* (*sensu-stricto*). Elle est fréquente dans les palmeraies de village d'Afrique occidentale, et a pu bénéficier des transferts concernant le Palmier à huile, d'Afrique en Indonésie. C'est bien cette même espèce qui est signalée par ALMEDA (1990) comme étant introduite et naturalisée à Hawaï.

V. CHOROLOGIE AFRICAINE

Ce pourrait être un beau chapitre traité en rapport avec les différents types biomorphologiques. Mais nos données sont très superficielles et une cartographie généralisée de la distribution des espèces ne serait qu'approximative, en raison de l'insuffisance des inventaires et de l'imperfection de notre classification. Toutefois, une chorologie critique des principaux genres nous permettra : 1) de situer leurs centres de différenciation, de façon à déceler ceux qui sont hétérogènes ; 2) de reconnaître les conditions passées et actuelles de leur extension.

Notre traitement sera très inégal. Il portera principalement sur les groupes à problème et en négligera d'autres, soit de moindre intérêt, soit mal connus.

MEMECYLEAE

C'est précisément le cas des *Memecyleae*, pour lesquelles nous ne pouvons pas cartographier la distribution des espèces, mais dont la répartition des groupes nous permettra d'avancer des hypothèses sur leur histoire (p. 296).

A. — *MEMECYLON*.

Le peuplement africain est assuré par une cinquantaine d'espèces appartenant surtout au groupe banal paléotropical. Nous avons distingué : une section *Afzeliana* occupant surtout les forêts les plus humides ; une section *Polyanthema* supportant des conditions plus sèches ; une section *Mouririoidea*, plus originale par les cloisons vestigiales de l'ovaire, limitée à la région occidentale, de la Guinée à l'Angola ; une section *Pseudonaxiandra*, orientale, avec une aire disjointe Tanzanie-Madagascar (Fig. 10).

B. — *LIJNDENIA*.

Le peuplement africain est réduit à 2 espèces, dont l'une, *L. barteri*, occupe toute l'aire. Il n'y a également que 2 espèces en Indo-Malaisie, tandis que les 6 espèces de Madagascar sont, de beaucoup, les plus différenciées.



Fig. 10. — Aires disjointes afro-malgaches de **Memecyleae** : **1**, aire des **Memecylon** sect. **Pseudonaxiandra** ; **2**, aire des **Warneckea** sect. **Warneckea** et **Carnosa**. Aucun *Memecylon* sect. *Pseudonaxiandra* n'a été observé sur les îles tanzaniennes ; seul *Warneckea sanzibarensis* a été récolté à Zanzibar et atteint le sud de la Somalie, les autres îles ont été intentionnellement omises ; le peuplement des Comores n'est pas connu.

C. — *WARNECKEA*.

Les 3 sections existent sur le continent. *Warneckea sansibarica*, seul représentant de la section *Carnosa*, la plus primitive, s'étend : 1) en Afrique, du sud de la Somalie (FRIIS et al.,1990) au Mozambique, avec quelques intrusions au Malawi et en Zambézie ; 2) à Madagascar sur les régions côtières Nord et N.N.E. La section *Warneckea* est également afro-malgache et même quelques espèces sont représentées de part et d'autre du canal du Mozambique (Fig. 10). Bien qu'étant de l'ouest africain, *W. fascicularis*, est rattaché à cette section. Mais ce sont les espèces de la section *Strychnoidea*, dispersées sur toute l'aire, qui assurent le peuplement africain.

D. — *Spathandra.*

La seule espèce de ce genre africain, *S. blakeoides*, est connue du Sénégal à l'Angola, sans s'écarter beaucoup du versant atlantique.

OSBECKIEAE

A. — *Osbeckia* (Fig. 11).

A la suite de notre mise au point (p. 267), nous avons ramené le nombre des espèces africaines à 4 seulement, nettement opposées aux *Dissotis*.

Chorologie. — Ainsi compris, le genre est bien paléotropical et disjoint. Selon les travaux de Nayar (1972) et de Hansen (1977), la distribution des 30 espèces asiatiques est caractérisée : 1) par une transgression des limites tropicales vers le Népal, la Chine, le Japon, etc. ; 2) par une vaste extension sur toute la région indo-malaise, jusqu'au nord de l'Australie ; 3) par la présence d'*O. chinensis*, sur toute cette aire ; 4) par une densité des espèces plus forte en Inde et au Sri Lanka que vers l'Est.

On peut en déduire : qu'il s'agit d'une extension récente (géologiquement parlant) ; que quelques espèces sont mésothermes ; que la diversification est surtout occidentale (Inde). Nayar (1972) précise que la présence du genre en Australie est postgondwanienne.

Centre de développement. — Inversement, en Afrique, l'existence de 4 *Osbeckia* seulement, bien distincts entre eux, et rassemblés sur un territoire restreint, indique qu'ils sont relictuels. Comme ils sont également parmi les plus primitifs (p. 268), on peut supposer que le Centre d'origine du genre est africain. La position relative des deux aires disjointes, africaine et asiatique et l'absence du genre des autres régions favorables d'Afrique et de Madagascar, laissent supposer qu'il s'est différencié sur la zone septentrionale de l'aire gondwanienne. Quant au caractère résiduel de l'aire africaine actuelle, on peut probablement l'imputer aux conditions post-tertiaires qui ont sévi sous ces latitudes.

En conclusion, bien que nous manquions de preuves fossiles, les *Osbeckia* devaient figurer dans une région saharo-sindienne aujourd'hui aride (p. 302).

B. — *Antherotoma* (Fig. 12).

Les différentes espèces que nous avons rapportées à *Antherotoma* sont d'un même type biomorphologique. Ce sont des néoténiques, variablement frutescentes ou annuelles, s'accommodant de substrats pauvres et de conditions saisonnières minimales : pluviométrie réduite, température modérée, etc.

Chorologie. — Strictement exclues des formations forestières, quelques espèces pénètrent cependant dans la Région guinéo-congolaise, soit à la faveur de pointements rocheux, comme *A. irvingiana* ; ou bien sont seulement « de passage » sur quelques îles ou berges du Congo, comme *A. senegambiensis*, venue probablement des hauts plateaux du bassin.

En revanche, rapidement prolifiques, plusieurs espèces se sont étendues sur les moyens plateaux de part et d'autre de la forêt équatoriale, depuis la zone soudanienne, jusqu'au Cap.

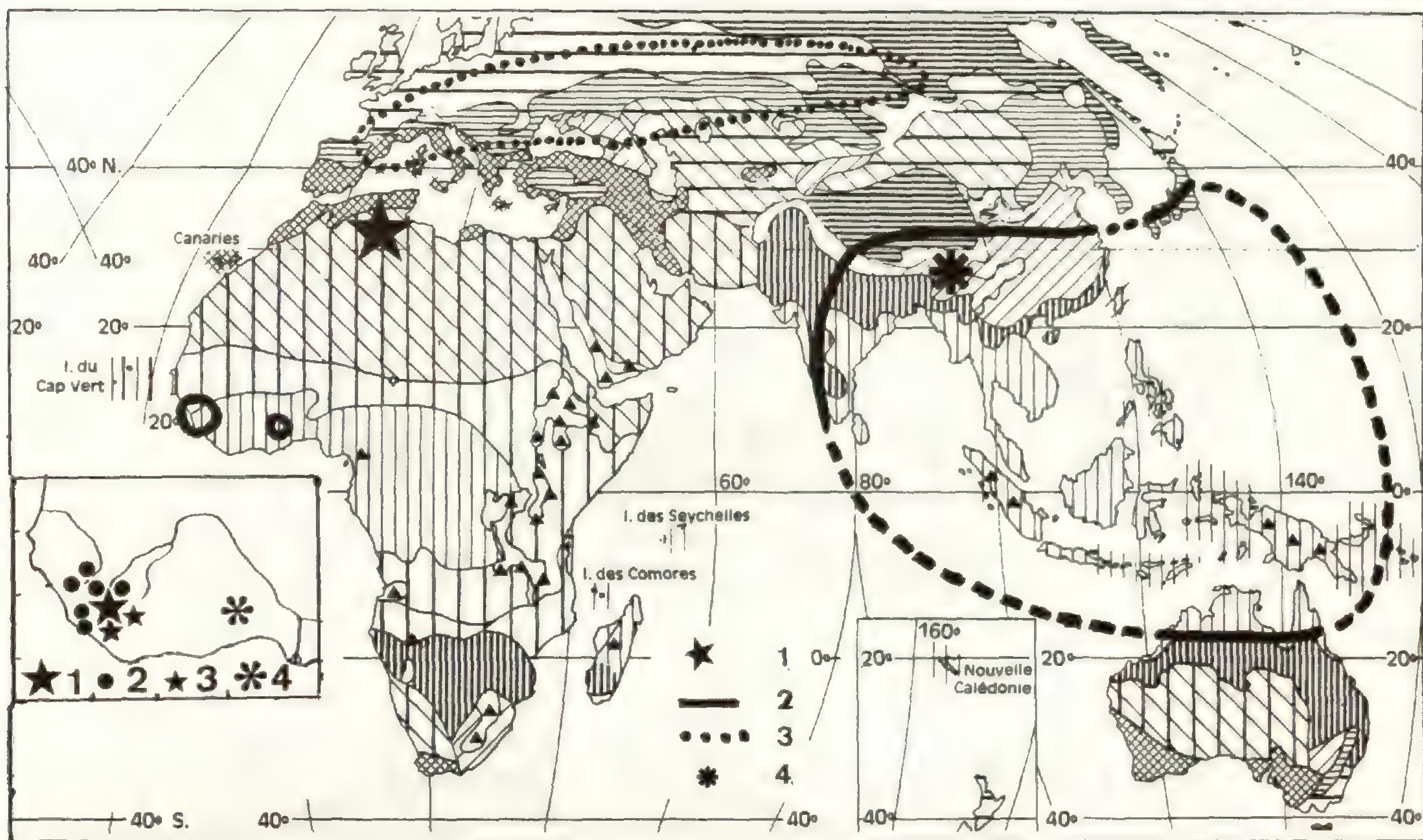


Fig. 11. — Foyer présumé et aires du genre **Osbeckia** : **1**, foyer présumé sur la périphérie nord de l'aire tertiaire ; **2**, aires disjointes actuelles ; **3**, aire des sites fossilifères euro-sibériens (d'après PINGEN & COLLINSON) ; **4**, centre de développement himalaya-yunnan (d'après NAYAR). En médaillon : position des *Osbeckia* africains : **1**, *O. porteresii* ; **2**, *O. decandra* ; **3**, *O. praviantha* ; **4**, *O. togoensis*.

L'une d'elles, *A. naudinii*, a atteint les Comores et Madagascar. Ses limites en Afrique, définissent celles de l'aire générale.

Centre de développement. — La distribution des 15 espèces recensées (nombre approximatif) est assez confuse : 3 occupent toute l'aire ; 3 sont souvent soudaniennes ; 9 sont zambéziennes, dont quelques-unes remontent jusqu'à la région soudanienne orientale. Ayant choisi *Antherotoma debilis*, d'extension zambézienne, comme représentative de la souche, nous admettons que le genre s'est développé sur la périphérie méridionale de l'aire gondwanienne, avec une zone secondaire de diversification sur la périphérie septentrionale.

C. — *DISSOTIS*.

Nous avons renoncé à dresser une carte générale de distribution des *Dissotis*, dont la connaissance n'est pas suffisante. Nous avons seulement donné quelques indications sur l'origine probable des *Dissotis* subg. *Dissotis*, sect. *Dissotis* et sect. *Macrocarpae*, à l'exclusion des sect. *Squamulosae* A. & R. Fern. et sect. *Sessiliflorae* A. & R. Fern. de définition imprécise. En revanche, parmi les autres sous-genres, nous traiterons celui des *Dupineta*, dont la chorologie devrait inciter à lui accorder ultérieurement le statut de genre.

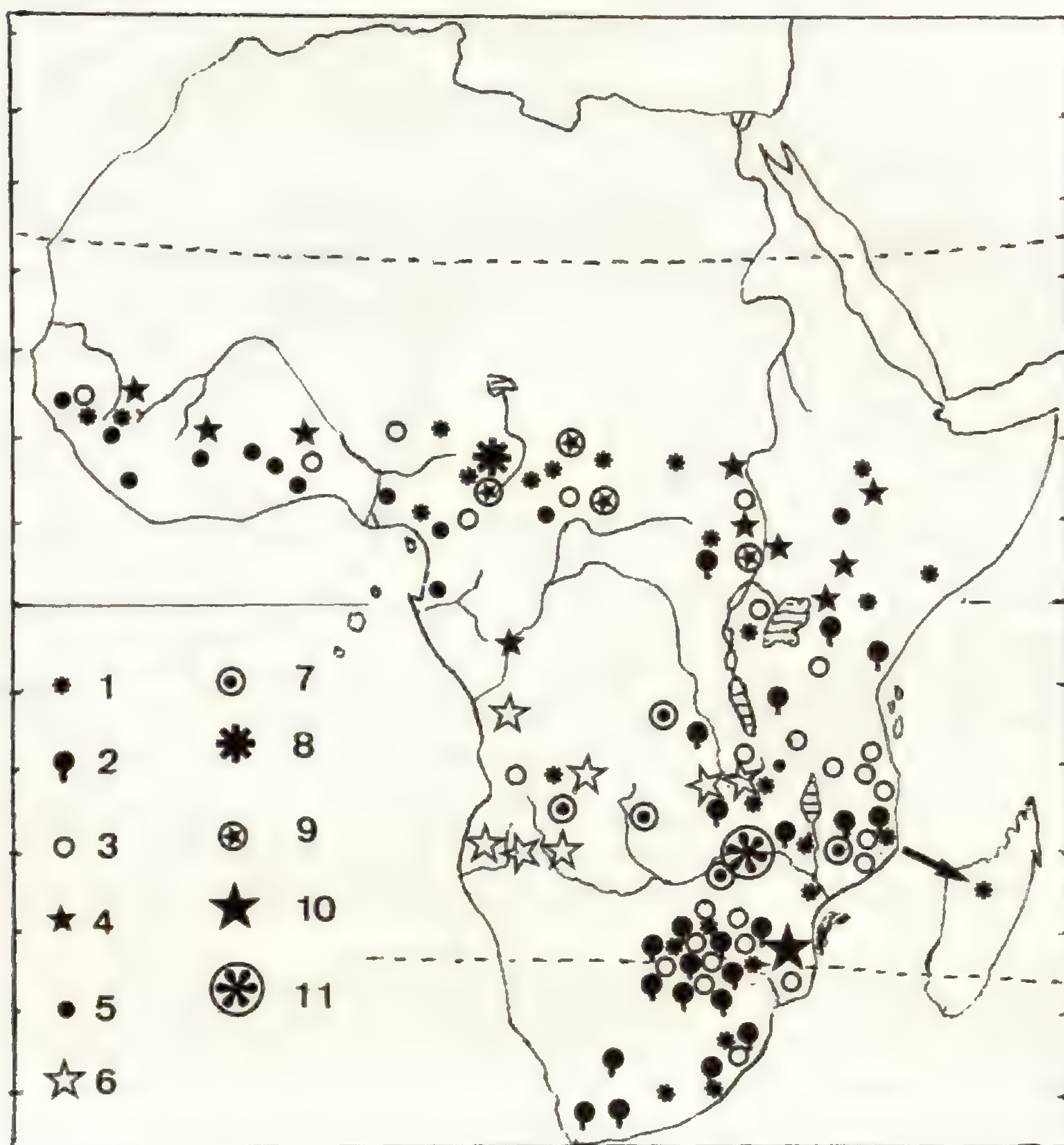


Fig. 12. — Répartition des **Antherotoma** : **1**, *A. naudinii* ; **2**, *A. debilis* ; **3**, *A. phaeotricha* ; **4**, *A. senegambiensis* ; **5**, *A. irvingiana* ; **6**, *A. gracilis* ; **7**, *A. densiflora* ; **8**, *A. clandestina* ; **9**, *A. tisserantii* ; **10**, *A. angustifolia* ; **11**, *A. tenuis*.

Dissotis subg. *Dupineta*.

Les 6 espèces affectées à ce sous-genre sont bien définies par leur type staminal (p. 262 et Fig. 13). A l'exception de *D. tubulosa*, espèce annuelle produisant facilement des formes néoténiques, toutes les autres sont des frutescentes des habitats subforestiers : lisières, clairières, successions végétales des recrûs forestiers. Ce ne sont donc, ni des savanicoles, ni des réfugiées de niches intraforestières.

Chorologie. — *D. brazzae* est répandu sur toute la périphérie de la Région guinéo-congolaise, avec intrusion jusqu'au lac Victoria ; *D. multiflora* est associé aux seules formations forestières occidentales de la Guinée au Gabon. Trois autres taxa subforestiers ont des aires plus restreintes : *D. hensii* et *D. pauwelsii* sont connus des provinces occidentales du Zaïre, du Gabon et de l'Angola ; *D. loandensis* est plus méridional et endémique de l'Angola ; enfin, *D. tubulosa* est soudano-guinéen. En Guinée, il prolifère sur toutes sortes de substrats : toitures,

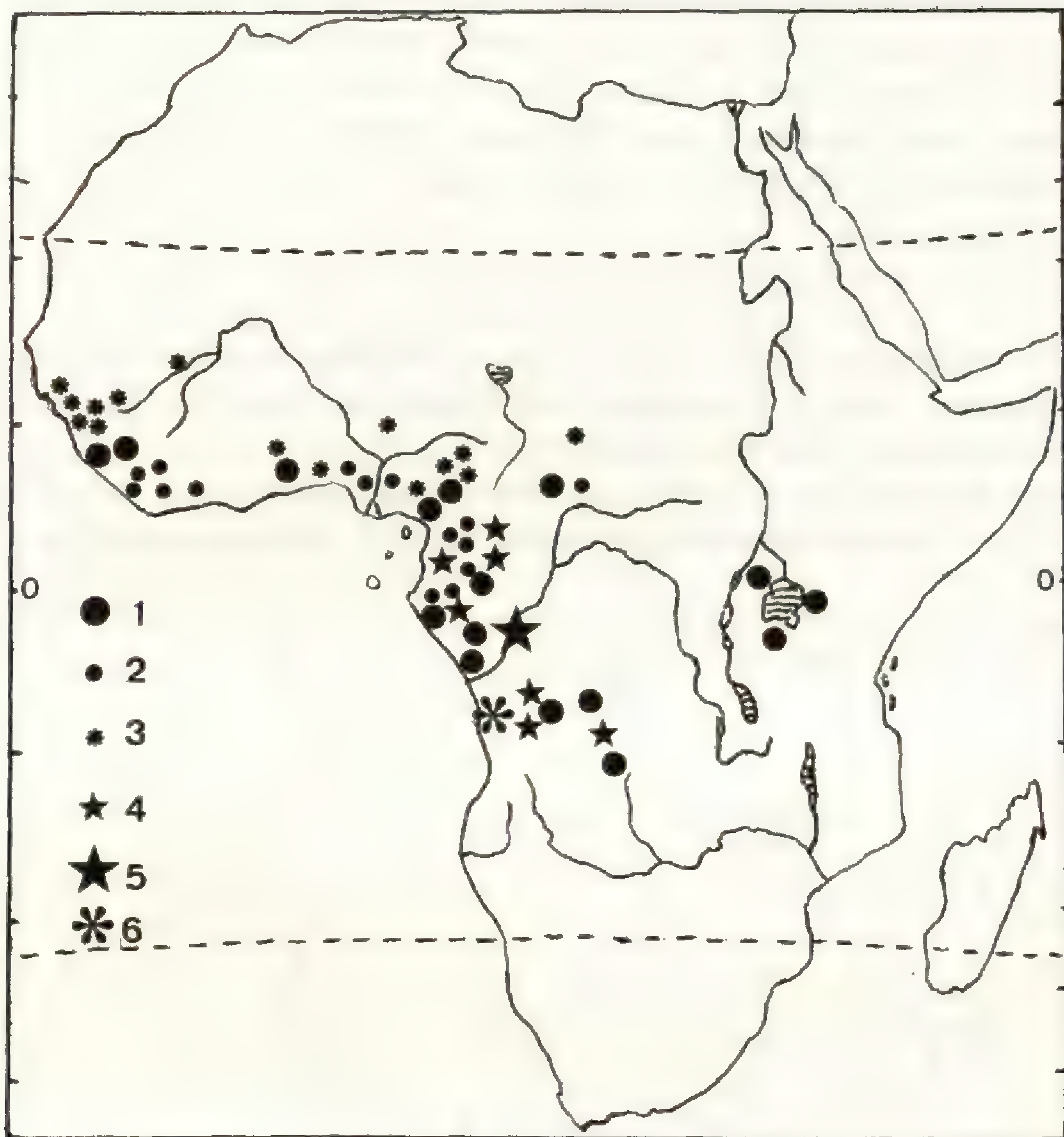


Fig. 13. — Répartition des **Dissotis** subg. **Dupineta** : **1**, *D. brazzae* ; **2**, *D. multiflora* ; **3**, D. *tubulosa* ; **4**, *D. hensii* ; **5**, *D. pauwelsii* ; **6**, *D. loandensis*.

troncs de palmiers, etc. ; on a relevé sa présence « Bien abrité sous des auvents de rochers » au dôme granitique de Kédili, dans la plaine du Tchad (H. Gillet : *J. Agric. Trop. Bot. Appl.* 10 : 80, 1963).

Centre de développement. — Bien que ces espèces soient inégalement hétérostémones, et que *D. tubulosa* soit même presque homostémones (p. 256), aucune d'elles ne peut être désignée comme proche de la souche. En revanche, la chorologie indique clairement que cette lignée est occidentale et ne peut avoir que des rapports lointains avec celle des *Dissotis* (*sensu-stricto*), dont elle diffère également par le type staminal.

D. — *Heterotis*.

Bentham lui-même avait subdivisé ce genre en 4 sections. Nous n'en retenons que 2 qui constituent le sous-genre *Heterotis* : 1) la sect. *Heterotis* dont l'ornementation hypanthiale

diffère peu de celle des autres *Osbeckieae*, et dont le nombre chromosomique est de n = 15 (d'après *H. rotundifolia*) ; 2) la sect. *Cyclostemma*, dont l'hypanthe est pourvu de pièces caliculaires, ou est glabrescent par évolution ; le nombre chromosomique est de n = 16 (d'après *H. jacquesii*). Leurs types staminaux sont légèrement différents. Quant aux sections *Leiocalyx* et *Wedeliopsis*, elles ont été rapportées, comme espèces, au genre *Melastomastrum* Naud.

HETEROTIS subg. HETEROTIS (Fig. 14).

Chorologie. — Plusieurs des espèces de la sect. *Heterotis* sont des pionnières, d'extension plurirégionale et se sont même naturalisées dans d'autres régions (p. 280). Nous avons tracé (Fig. 14) une aire commune pour *H. rotundifolia, H. prostata* et *H. decumbens*, que les auteurs ne distinguent pas toujours, et qui constituent un complexe évident. Ce sont des herbes vivaces, étalées, héliophiles. Quelques autres espèces sont plus ou moins endémiques (*H. fruticosa* au

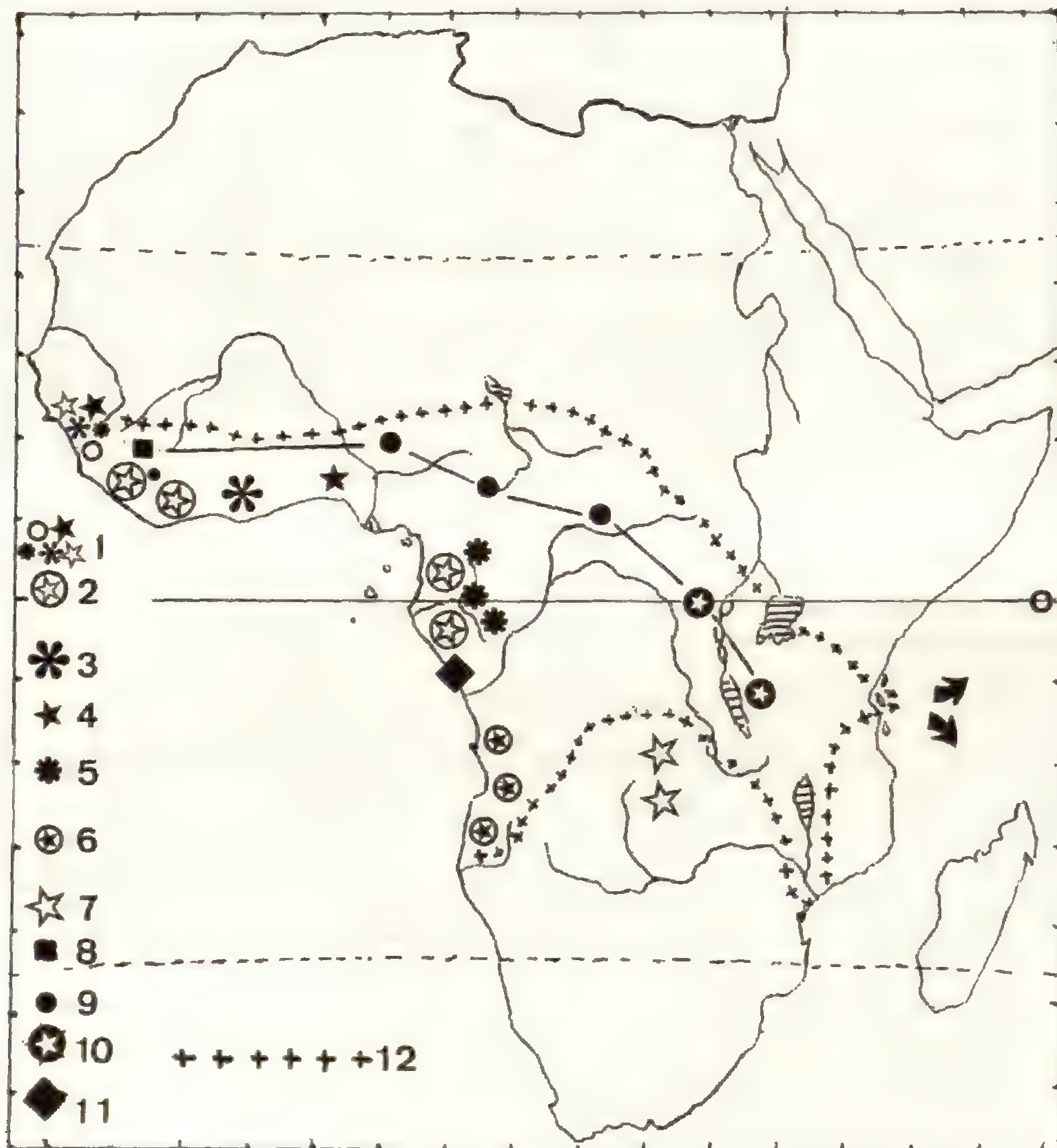


Fig. 14. — Répartition des **Heterotis** : **1**, aire des *H. antennina, H. jacquesii, H. sylvestris, H. humilis, H. pygmaea* ; **2**, *H. rupicola* ; **3**, *H. entii* ; **4**, *H. fructicosa* ; **5**, *H. buettneriana* ; **6**, *H. cogniauxiana* ; **7**, *H. glandulosa* ; **8**, *H. pobeguinii* ; **9**, *H. cinerascens* ; **10**, *H. seretii* ; **11**, *H. arenaria* ; **12**, contour général du complexe *H. rotundifolia, H. prostata, H. decumbens.*

Nigeria ; *H. cogniauxiana* en Angola), et sont manifestement plus frutescentes dans leurs stations. Quant à *H. buettneriana*, apparenté à *H. prostata,* il s'est différencié dans le milieu forestier par des fleurs réduites et homostémones.

Les espèces de la sect. *Cyclostema* sont les plus originales parmi les *Osbeckieae*. Elles se sont surtout diversifiées dans le domaine guinéo-libérien, où plusieurs sont endémiques. Les autres sont également stationnelles, parfois avec des aires morcelées, comme *H. rupicola*, par ex. Ou encore, elles forment une chaîne de vicariantes, avec *H. pobeguinii, H. cinerascens, H. seretii,* var. *seretii* et var. *gracilifolia*, qui se succèdent de la Guinée à la Tanzanie par la zone de transition soudano-guinéenne, où elles restent cependant limitées aux prairies de moyenne altitude. Ces praticoles sont souvent des cryptophytes par leur souche tubéreuse. D'autres produisent des tubercules vrais, renouvelés chaque saison, qui leur permettent de se développer dans une poignée de terreau, comme *H. antennina, H. humilis* (Fig. 15), etc. Enfin, *H. jacquesii* peut passer la saison sèche avec des bourgeons crassulescents (JACQUES-FÉLIX, 1935).

En conclusion, à l'exception d'*H. glandulosa*, qui est zambézien, et bien que quelques-uns soient devenus plurirégionaux, tous ces *Heterotis*, et plus particulièrement ceux de la sect. *Cyclostemma,* sont originaires des domaines atlantiques, de la Guinée à l'Angola.



Fig. 15. — **Heterotis humilis**. Endémique de Guinée : les tubercules se renouvellent chaque année dans les failles des rochers gréseux.

Centre de développement. — Ces deux sections : sect. *Heterotis* (type *H. rotundifolia*), et sect. *Cyclostemma* (type *H. antennina*), sont très probablement des lignées distinctes, pour lesquelles nous ne reconnaissons pas d'espèces qui seraient proches de la souche. En revanche leur chorologie indique clairement que leur foyer est distinct de celui des *Dissotis*.

Heterotis subg. *Argyrella* (Fig. 16).

Le genre *Argyrella* Naud. (1850), rattaché au genre *Dissotis* malgré un type staminal bien différent, en fut distingué comme sous-genre par A. & R. Fernandes ; puis, nous l'avons adjoint au genre *Heterotis*, avec lequel il est mieux apparenté. Toutefois, nous allons rechercher si son origine plaide ou non en faveur de ce statut. Ce taxon, qui avait déjà fait l'objet d'une première étude (Jacques-Félix, 1953 : 975-986), est constitué de 5 espèces homogènes, normalement frutescentes, ou chaméphytes lorsqu'interviennent des agents destructeurs.

Chorologie. — Mésothermes, ces espèces occupent les étages montagnards intertropicaux et subtropicaux non arides. Hygrophiles, elles affectionnent les sols humides, peu profonds, qui les protègent d'une végétation concurrente et leur permettent d'atteindre quelques biotopes planitiaires, ou enclavés en zone sèche. L'aire générale inclut donc tous les plateaux qui entourent la cuvette congolaise. Elle est pratiquement ininterrompue vers le sud et l'est, tandis qu'elle est fractionnée vers le nord par les dépressions du Haut Nil, du Tchad et du Niger. La répartition s'est donc faite en trois aires distinctes :

1. L'aire zambézienne est occupée par *H.* (*Argyrella*) *angolensis*, endémique de quelques plateaux du sud-ouest de l'Angola, tandis que *H.* (*Argyrella*) *canescens* s'étend sur toute la région, avec concentration sur le Transvaal, et irradiations, tant vers le sud jusqu'au Cap, que vers le nord jusqu'à l'Ouganda et même l'Ethiopie.

2. L'aire soudanienne est assurée : a) par *H.* (*Argyrella*) *angolensis* disjoint en deux populations : var. *angolensis* sur le sommet le plus septentrional du Cameroun ; var. *bambutorum* sur les massifs du sud, mieux arrosés ; b) par *H.* (*Argyrella*) *canescens*, dont l'extension est limitée au nord par le Sahel, à l'ouest par la vallée du Niger, à l'est par le Haut Nil. Cette population est donc séparée de celle de la chaîne orientale.

3. L'aire djalonnienne est isolée des précédentes et concerne 3 espèces endémiques.

Centre de développement. — L'aspect apparemment classique de cette répartition, selon laquelle une espèce de grande extension aurait différencié des satellites périphériques, est un piège à éviter. Bien au contraire nous désignerons *H.* (*Argyrella*) *angolensis* comme étant la plus proche de la souche. C'est l'espèce la plus mésotherme ; ses caractères sont les plus primitifs (lobes caliculaires en surnombre, et homostémonie chez la var. *bambutorum*) ; sa disjonction paléogéographique la désigne comme étant la plus ancienne. Inversement, *H.* (*Argyrella*) *canescens* est une espèce dérivée, moins orophile et adaptée aux plateaux de moindre altitude, sans qu'il y ait isolement géographique. Au Cameroun on peut l'observer jusqu'à l'étage d'*H.* (*Argyrella*) *angolensis* var. *bambutorum*. En Angola A. & R. Fernandes (*in Conspectus Florae Angolensis*, p. 147, 1970) ont signalé des formes intermédiaires.

Un autre argument chorologique qui confirme l'origine dérivée et récente d'*H.* (*Argyrella*) *canescens*, est qu'elle est restée homogène, du Cap à l'Ethiopie, sans différencier de formes nouvelles malgré les multiples biotopes offerts tout au long de la chaîne orientale.

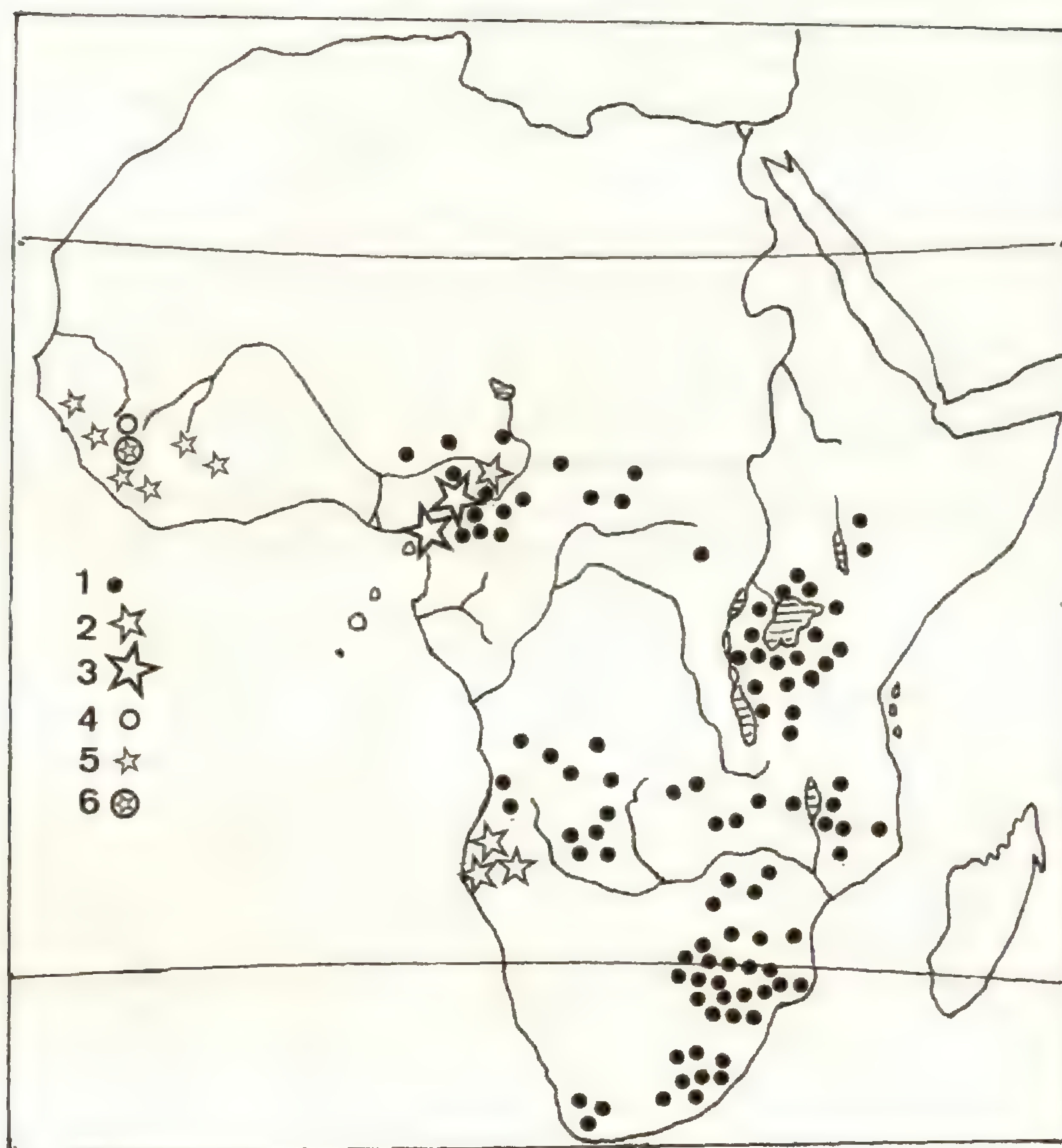


Fig. 16. — Répartition des **Argyrella (Heterotis** subg. **Argyrella)** : **1**, *A. canescens* ; **2**, *A. angolensis* ; **3**, *A. angolensis* var. *bambutorum* ; **4**, *A. linearis* ; **5**, *A. amplexicaulis* ; **6**, *A. sessilis*.

En résumé, la lignée des *Heterotis* (*Argyrella*) mésotherme s'est différenciée sur la périphérie nord-ouest de l'aire générale, et a été disjointe par les vicissitudes paléogéographiques. Elle est indiscutablement différente de celle des *Dissotis*, tant par ses caractères que par son origine. Elle serait plus proche de celle des *Heterotis* (*sensu-stricto*), par la persistence du calice, le type staminal et le nombre chromosomique. On pourrait, à la rigueur, le considérer comme un sous-genre submontagnard héliophile des *Heterotis* subforestiers et planitiaires. Cependant, la meilleure issue nomenclaturale serait probablement de rétablir le genre de NAUDIN.

E. — *MELASTOMASTRUM* (Fig. 17).

C'est un genre défini par son type staminal et surtout par ses fleurs involucrées de plusieurs paires de bractées.

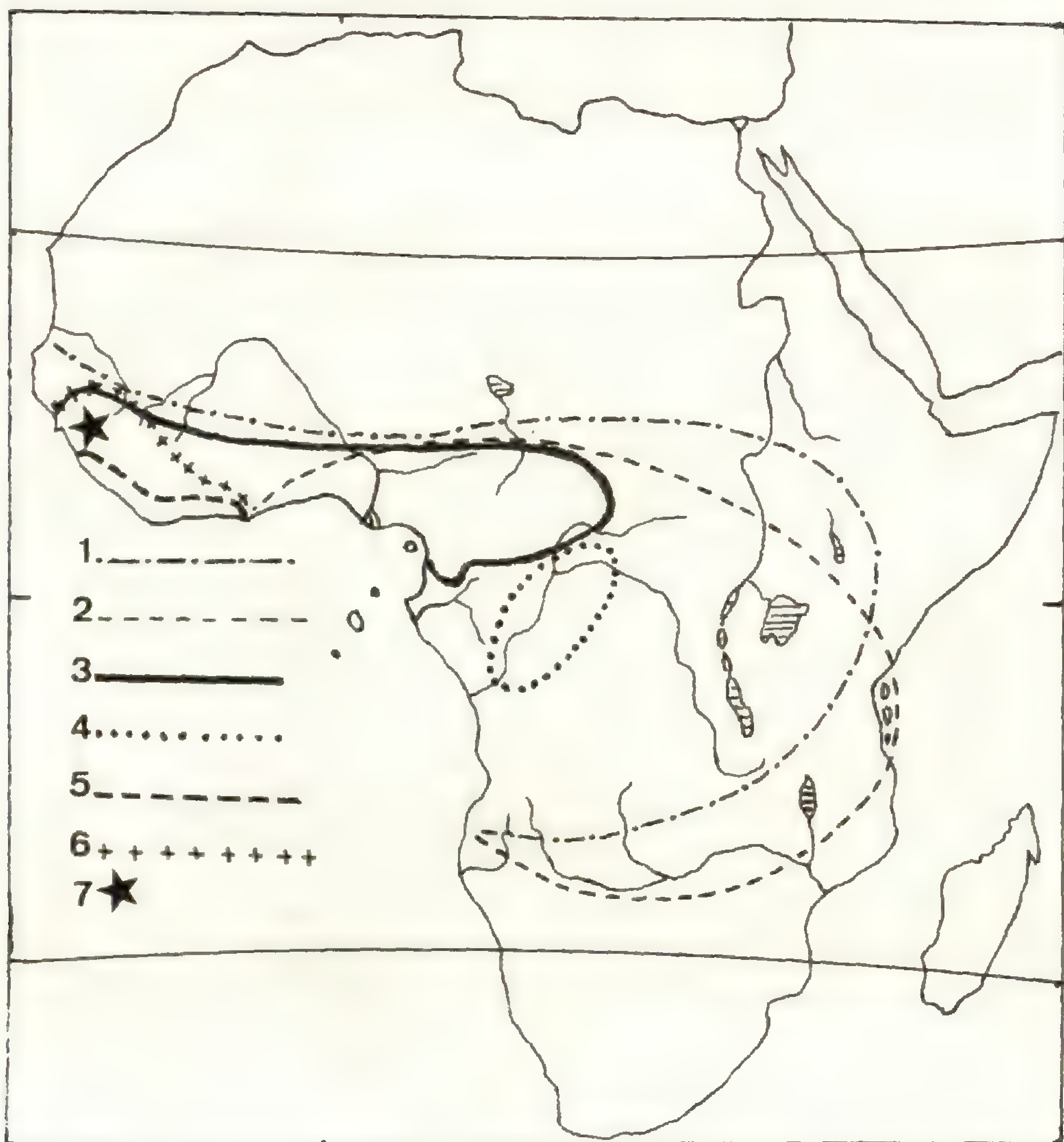


Fig. 17. — Répartition des **Melastomastrum** et localisation de **Cailliella** : **1**, *M. capitatum* ; **2**, *M. segregatum* ; **3**, *M. theifolium* ; **4**, *M. autranianum* ; **5**, *M. cornifolium* ; **6**, *M. afzelii*. — **7**, *Cailliella praerupticola*.

Chorologie. — La distribution des 6 espèces a déjà été représentée (Jacques-Félix, 1974*b*). Si tous les *Melastomastrum* ont sensiblement un même type végétatif, leurs exigences sont différentes. *M. capitatum* s'accommode de substrats divers sous une humidité suffisante. Son extension est importante à la faveur de stations intrazonales des régions soudanienne et zambézienne. *M. segregatum* forme souvent des peuplements permanents dans les biotopes marécageux et rivulaires ensoleillés de la région guinéo-congolaise ; c'est ainsi que, limité vers le nord, il atteint les rives du Zambèze vers le sud. Grâce à ses puissantes racines tubéreuses, *M. theifolium* occupe des stations rupestres sous une pluviométrie suffisante ; bien qu'héliophile, il peut pénétrer dans la zone forestière (Cameroun et Gabon) par quelques pointements rocheux. Les trois autres espèces sont des hygrophiles dont les aires sont plus réduites.

Centre de développement. — A l'exception du *M. autranianum*, qui occupe le bassin inférieur du Congo, tous les autres *Melastomastrum* sont représentés dans le domaine guinéo-libérien, où leur distribution, au gré des différents biotopes, et leur variabilité, ont déjà été explicitées (Jacques-Félix, 1974*b)*.

Souche. — Non seulement la lignée des *Melastomastrum* s'est développée dans ce Domaine, mais il semble bien qu'elle en soit également originaire. Si nous recherchons parmi les *Osbeckieae* un modèle représentatif de la souche (même type d'androcée mais homomorphe), nous pouvons désigner le genre monotypique *Cailliella*, paléoendémique, étroitement localisé sur les crêtes des falaises gréseuses du Benna en Guinée. Selon ce postulat il est facile de comprendre les processus évolutifs qui auraient conduit à la différenciation des 6 espèces de *Melastomastrum*.

En conclusion, le genre *Melastomastrum*, tant par sa souche probable que par son aire de développement, se distingue absolument du genre *Dissotis*.

F. — *Tristemma* (Fig. 18).

Chorologie. — La distribution des *Tristemma* a été développée dans une monographie consacrée à ce genre (Jacques-Félix, 1976). Grâce à la zoochorie (aviaire) dont bénéficient plusieurs espèces, l'aire générale s'étend non seulement sur le continent, du Sénégal à la côte orientale, mais inclut également Madagascar et les Mascareignes, de l'Océan Indien, et les îles biafréennes, de l'Océan Atlantique, jusqu'à Annobon qui est la plus isolée.

On ne peut assurer que *T. mauritianum* soit représentative de la souche, mais c'est la plus conquérante. Elle occupe la presque totalité de l'aire et n'est remplacée, vers le nord-ouest, que par *T. albiflorum*. De plus, on peut lui attribuer quelques espèces satellites très proches, comme *T. hirtum*, par ex., ou des néoendémiques insulaires comme *T. schliebenii* à Mafia (Océan Indien) et *T. oreothamnos* à Annobon (Océan Atlantique).

Les autres groupes sont moins étendus. Les 3 espèces du groupe « *albiflorum* » se succèdent du domaine guinéo-libérien (*T. albiflorum*), au domaine biafréen (*T. littorale*) et au domaine congolien (*T. leiocalyx*). Les 2 espèces du groupe « *involucratum* » sont endémiques : *T. involucratum* du domaine guinéo-libérien ; *T. vestitum* du domaine gabonien. Leur disjonction laisse supposer une paléo-translation. Enfin, le groupe « *coronatum* » ne réunit également que 2 espèces : *T. coronatum* limité au domaine libérien, tandis que *T. oreophilum* est plus dispersé, et même disjoint, avec une population biafréenne, du Mt. Cameroun à l'embouchure du Congo, et une autre sur le versant occidental du Kivou.

Centre de développement. — En conclusion, sur 15 espèces admises, 6 sont représentées dans le domaine guinéo-libérien, dont 4 sont endémiques ; puis on en compte 10 pour l'ensemble libéro-biafréen, dont 2 sont endémiques. De sorte que, à l'exception du *T. schliebenii*, néoendémique issu du *T. mauritianum*, aucune espèce n'est originaire d'Afrique orientale. De plus, ce sont certaines des espèces du domaine guinéo-libérien qui semblent les plus primitives par leurs fleurs solitaires étroitement involucrées, et dont l'hypanthe est densément indumenté. Si le genre est trop homogène pour que l'on puisse présenter l'une de ces espèces comme souche, on peut assurer que son foyer est bien guinéo-libérien.

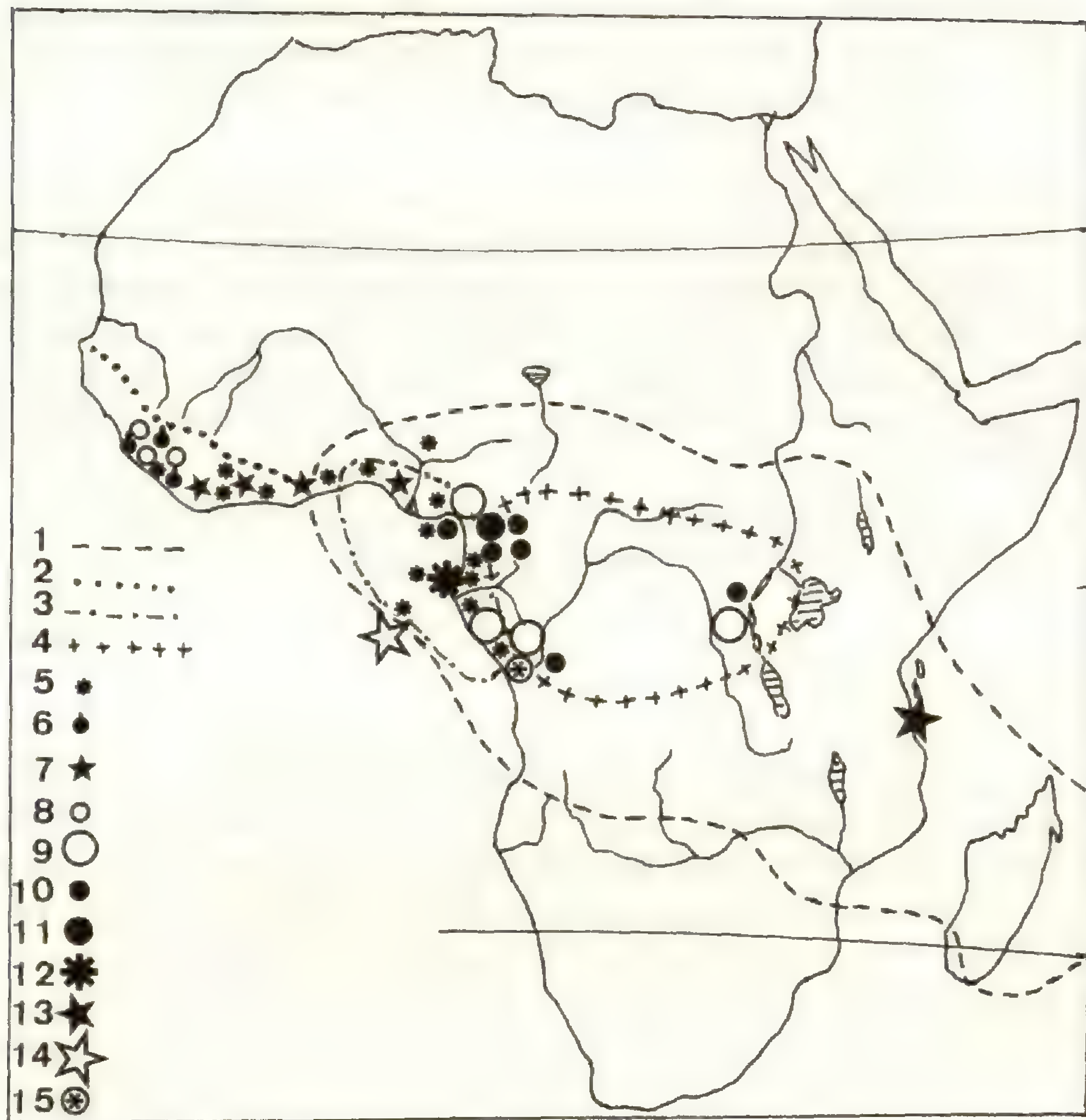


Fig. 18. — Répartition des **Tristemma** : **1**, *T. mauritianum* ; **2**, *T. albiflorum* ; **3**, *T. littorale* ; **4**, *T. leiocalyx* ; **5**, *T. hirtum* ; **6**, *T. coronatum* ; **7**, *T. akeassii* ; **8**, *T. involucratum* ; **9**, *T. oreophilum* ; **10**, *T. demeusei* ; **11**, *T. camerunense* ; **12**, *T. vestitum* ; **13**, *T. schliebenii* ; **14**, *T. oreothamnos* ; **15**, *T. rubens*.

G. — *Dichaetanthera* (Fig. 19).

Ce genre afro-malgache est intéressant comme représentatif de la souche des *Dissotis* (*sensu stricto*) p. 269. Surtout diversifié à Madagascar, avec env. 25 espèces, il en compte 8 en Afrique.

Chorologie. — Deux espèces sont planitiaires et forestières : *D. africana*, diffus dans la partie occidentale de la région guinéo-conglaise ; *D. strigosa* limité à quelques marécages intra-forestiers occidentaux du Congo, du Gabon et de l'Angola.

Les autres espèces sont héliophiles, submontagnardes à montagnardes (jusqu'à 1950 m), souvent saxicoles et xéromorphes (*D. schluilingiana* en est le meilleur exemple), et exigent cependant une pluviométrie suffisante, ce qui les écarte de la région soudanienne. Plusieurs sont endémiques du Haut Katanga et du domaine zambézo-tanzanien. L'une d'elles, *D. corymbosa* s'est étendue par l'Est sur toute la périphérie du bassin congolais, de l'Angola au Cameroun, où elle occupe les galeries forestières, les têtes de vallons en moyenne altitude. Elle est surtout

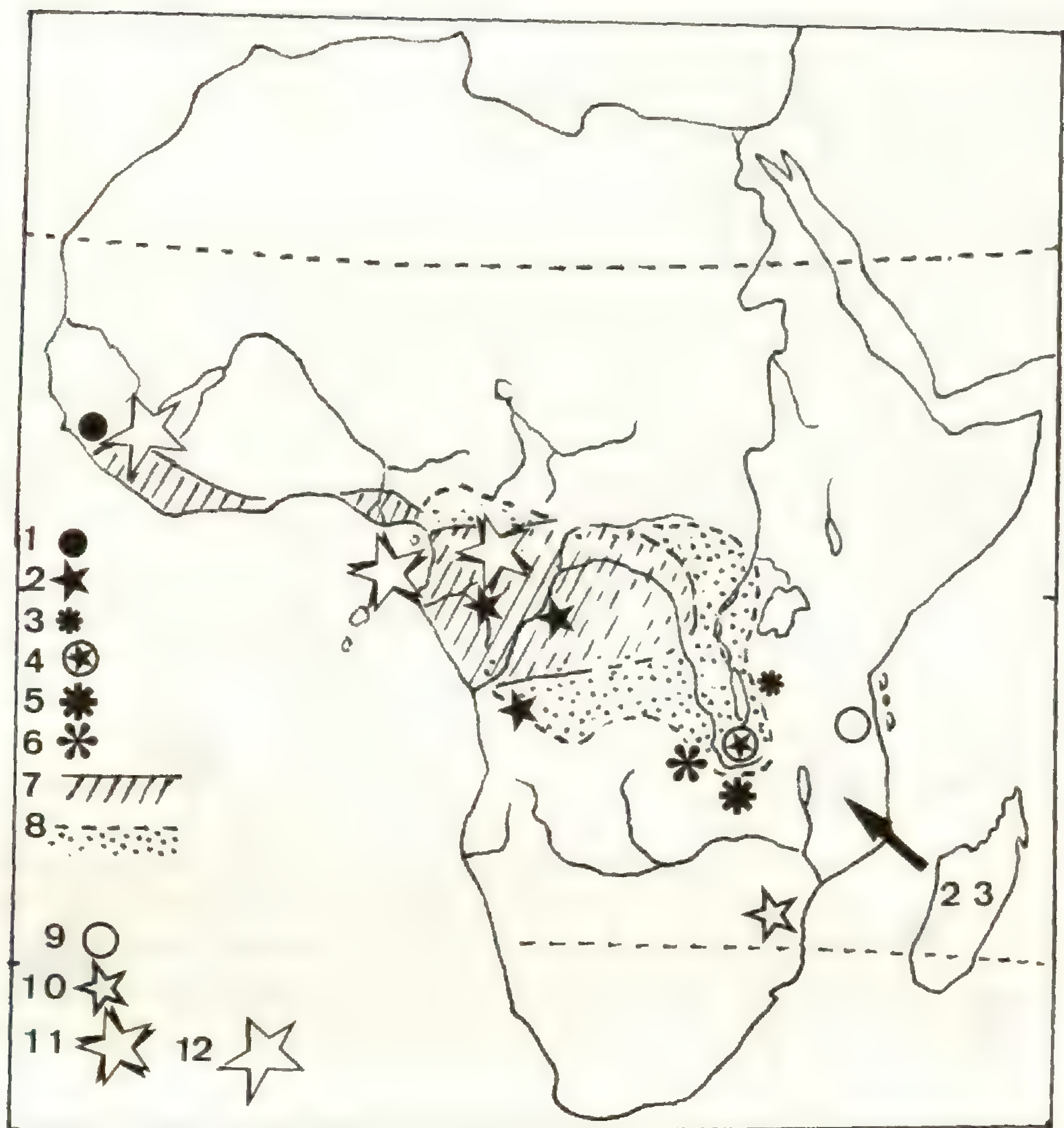


Fig. 19. — Répartition des **Dichaetanthera** : **1**, *D. echinulata* ; **2**, *D. strigosa* ; **3**, *D. verdcourtii* ; **4**, *D. erici-rosenii* ; **5**, *D. rhodesiensis* ; **6**, *D. schuilingiana* ; **7**, *D. africana* ; **8**, *D. corymbosa.* (Les limites de ces deux dernières espèces sont seulement figuratives). — Localisation de : **9**, *Dionychastrum schliebenii* ; **10**, *Pseudosbeckia swynnertonii* ; **11**, *Dissotis barteri* ; **12**, *Dissotis splendens.*

abondante sur les versants occidentaux du Kivou et du Rouwenzori. Enfin, sensiblement isolé, le *D. echinulata*, également saxicole, se maintient sur quelques stations rupestres de Guinée et de Sierra Léone.

Centre de développement. — La chorologie des espèces africaines de ce genre afro-malgache, implique une extension ancienne à partir du foyer zambézo-tanzanien (p. 298).

SONERILEAE (Fig. 20)

Les *Sonerileae* ne posant guère de problème, et les différents genres ayant déjà fait l'objet de monographies, nous abrègerons ce chapitre. Essentiellement forestières, ou localisées en stations-refuges, elles s'assortissent à trois types de distribution.

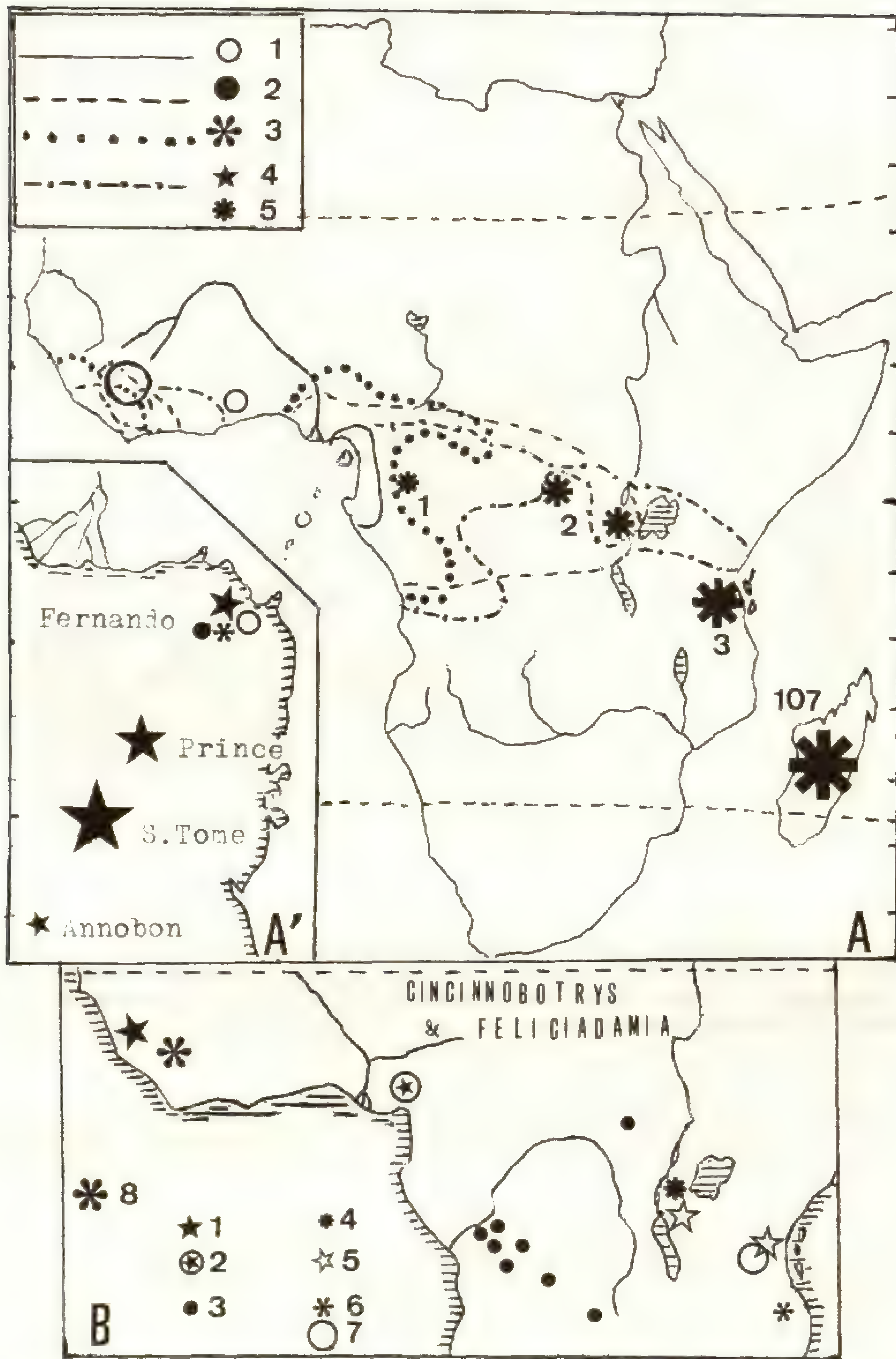


Fig. 20. — Répartition des **Sonerileae** : **A**, aires des genres : **1**, **Preussiella** ; **2**, **Dicellandra** ; **3**, **Amphiblemma** ; **4** , **Calvoa** ; **5**, **Gravesia**. — **A'** , détail pour les îles biafréennes : l'importance des *Calvoa* (4) est figurée par la taille des étoiles. — **B**, distribution des espèces de **Cincinnobotrys** : **1**, *C. felicis ;* **2** , *C. letouzeyi* ; **3** , *C. acaulis* ; **4**, *C. speciosa* ; **5**, *C. oreophila* ; **6**, *C. pulchella* ; **7**, *C. ranarum.* — Localisation de **Feliciadamia** : **8**, *F. stenocarpa.*

A. — Elément ouest-africain.

Les 4 genres de cet élément sont concentrés à l'ouest de la région guinéo-congolaise. *Preussiella* (Jacques-Félix, 1977*a*) ne compte que 2 espèces, dont l'une n'est connue que par une seule récolte gabonaise. L'autre est elle-même étroitement limitée aux forêts montueuses des domaines libérien et camerounais atlantique. *Amphiblemma* (Jacques-Félix, 1973), avec 14 espèces, est également très occidental et est pratiquement absent de la cuvette congolaise. Il est surtout diversifié au Gabon, où plusieurs des 8 espèces sont plus ou moins frutescentes et sont bien différentes de celles des domaines libérien et camerounais. Les *Dicellandra* (Jacques-Félix, 1974*a*) sont mieux répartis : ils figurent dans toute la Région guinéo-congolaise et atteignent la crête des Grands lacs, sans la transgresser. Les espèces se présentent sous des formes végétatives variées, dont l'étude expérimentale serait nécessaire. Le genre *Calvoa* (Jacques-Félix, 1981*b*) est surtout remarquable par sa concentration sur les îles biafréennes. Ainsi, il y a une espèce à Annobon, 5 à San Tomé, 3 à Principe, et 3 à Fernando-Po dont 2 sont également continentales. Plusieurs de ces espèces insulaires sont de grande taille, et bien différentes de celles du continent. Nous avons noté (Jacques-Félix, 1981*b*) l'anomalie chorologique du *C. sinuata*, connu depuis 1871 sur l'Ile du Prince, et reconnu sur le continent où il constitue des peuplements rivulaires sur le Congo. Plusieurs indices portent à croire qu'il s'agit d'une introduction contemporaine. Les *Calvoa* sont généralement confinés sur des biotopes refuges : terreau sur rocher en sous-bois, pointements rocheux ensoleillés, etc. ; leurs populations sont fragmentées, avec des variations géographiques dont l'étude est à parfaire. Les aires moins discontinues sont probablement celles des épiphytes (*C. hirsuta, C. trochainii*), mais on en connait mal les limites. *C. orientalis* est une exception dans le genre : c'est une espèce un peu anthropophile, occcupant les friches culturales, de sorte que c'est la seule à franchir la ligne des Grands Lacs et atteindre la Tanzanie.

B. — Elément paléo-africain.

La distribution des *Cincinnobotrys* (Jacques-Félix, 1976) pose des questions quant à leurs origines, génétique et géographique. Du point de vue des affinités, quelques espèces, et surtout *C. acaulis*, de la forêt congolaise, se rapprochent des *Amphiblemma*. D'autres, d'Afrique orientale, se rattachent plutôt aux *Gravesia* de Madagascar. La chorologie montre des disjonctions importantes : 4 espèces se sont différenciées en Tanzanie ; une seule, la plus répandue, assure le peuplement congolais ; puis, très isolées, *C. letouzeyi* des Mt. Okou, au Cameroun, et *C. felicis*, en Guinée, à la limite de la région guinéo-congolaise. Bien que ces plantes, très peu compétitives, soient dépendantes de biotopes discontinus, il est évident que leurs disjonctions ne sont pas d'ordre écologique mais géographique et que les *C. felicis* et *C. letouzeyi* sont des paléoendémiques. En conclusion, il s'agirait d'une lignée ancienne des *Sonerileae* déjà différenciée lors de la migration de la forêt équatoriale tertiaire (p. 303).

C. — Elément malgache.

Le genre *Gravesia* fait exception parmi les *Sonerileae* africaines par son origine allogène. Alors que plus de cent espèces se sont différenciées à Madagascar, il n'est représenté que par 6 espèces en Afrique dont la distribution est significative : 3 en Tanzanie ; 2 au Zaïre, soit sur

la crête des Grands Lacs, soit dans la cuvette (au moins une autre espèce sera à décrire de cette région) ; une seule au Gabon.

Centre de développement. — Hormis cet exemple du genre *Gravesia*, il apparaît que le domaine guinéo-libérien a été un centre important de différenciation et de conservation des *Sonerileae*. Non seulement tous les genres africains y sont représentés, mais c'est aussi dans ce territoire occidental que s'observe le genre *Feliciadamia*. Bien qu'aucun d'eux ne soit amphiatlantique, on remarquera que les *Bertolonia* américains occupent symétriquement les régions côtières atlantiques du Brésil (BAUMGRATZ, 1990).

VI. CENTRES DE DÉVELOPPEMENT

D'après nos relevés chorologiques, il est possible de situer les régions privilégiées qui ont permis, soit à plusieurs lignées de se diversifier, soit à des taxa paléoendémiques ou disjoints de se maintenir. Leurs emplacements ne préjugent pas de ceux des foyers initiaux, pour lesquels nous en sommes réduits à des hypothèses.

CENTRES DES *MEMECYLEAE*

A. — FOYER PRIMAIRE, AFRO-MALGACHE, DES *MEMECYLEAE* PALÉOTROPICALES.

La présence des *Warneckea* les plus primitifs sur la côte orientale, la richesse de caractères des *Memecylon* malgaches, la présence des *Lijndenia* dans ces mêmes régions, autorisent à situer le centre de différenciation des *Memecyloideae* (ou *Memecylaceae*) dans une région gondwanienne zambézo-malgache (JACQUES-FÉLIX, 1985 : 400), concernant partiellement le bloc indien.

B. — CENTRES SECONDAIRES DES *MEMECYLEAE* AFRO-MALGACHES.

Ultérieurement à la formation des genres, et avant que Madagascar ne soit écarté du continent, des unités subgénériques se sont développées sur les deux territoires et sont aujourd'hui disjointes. Nous soulignons cette particularité, car elle suppose, entre l'Ile et le Continent, des rapports tardifs, corroborés par la distribution d'autres végétaux, et impliquant plusieurs positions de l'Ile le long du Mozambique (H. WILD, 1975. — Phytogeography and the Gondwanaland position of Madagascar. *Boissiera* 24 : 107-117).

1. **Centre tanzano-malgache** (Fig. 21, *2*). — Nous avons signalé l'existence du groupe *Memecylon* sect. *Pseudonaxiandra*, de caractère primitif, dont l'aire est disjointe (Fig. 10). Une espèce est même commune sans que l'on puisse invoquer un transfert fortuit (JACQUES-FÉLIX, 1985 : 400).

2. **Centre du Mozambique** (Fig. 21, *3*). — Résulte d'une jonction Ile-Continent plus récente et sous un climat plus sec. Elle concerne plusieurs espèces apparentées du genre *Warneckea* ; l'une est identique, de part et d'autre du canal du Mozambique, ce qui peut résulter d'un transport direct.

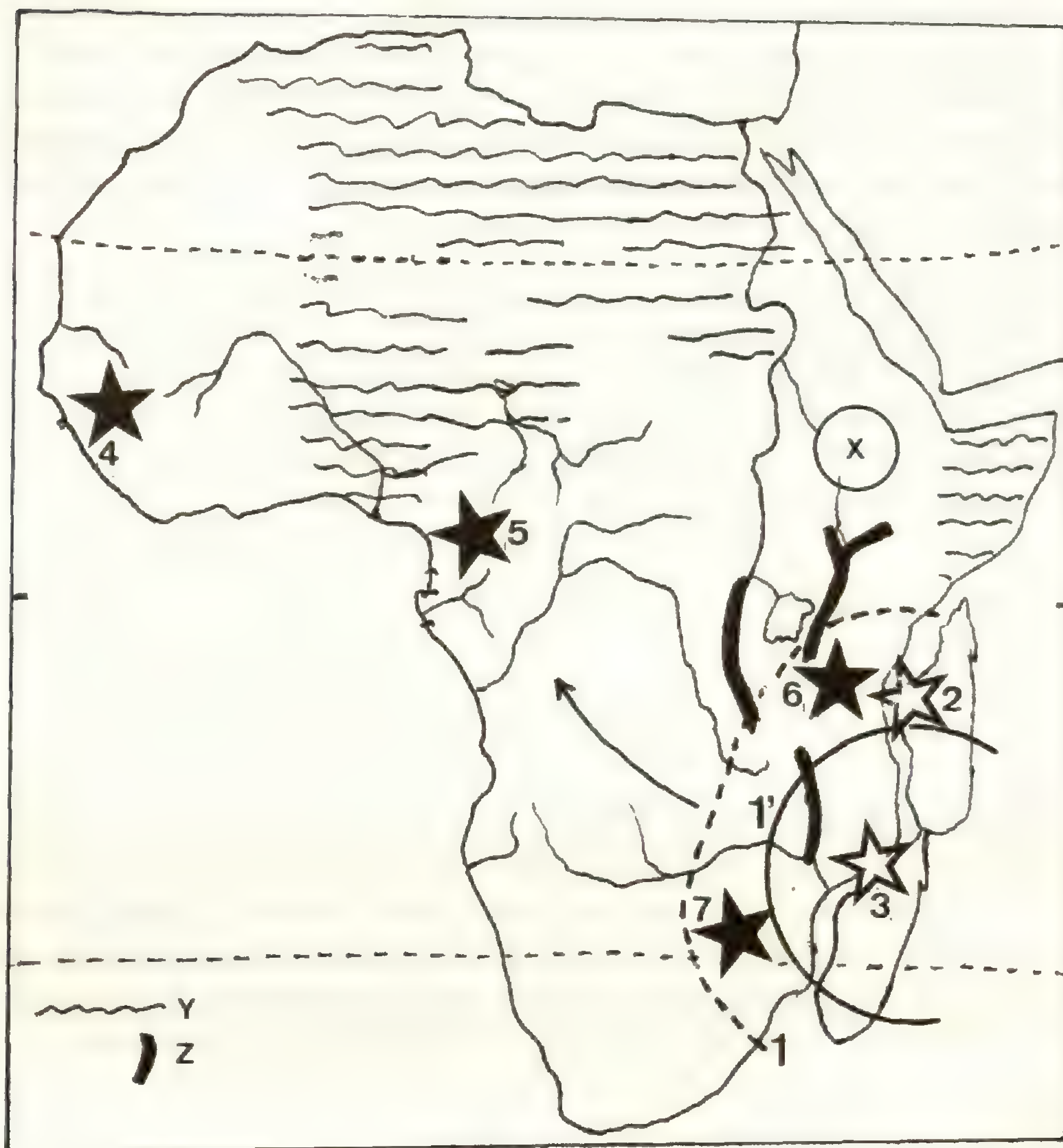


Fig. 21. — Centres de développement et barrières géographiques : **1**, région gondwanienne afro-malgache ; **1'**, Centre primaire des **Memecyleae** paléoafricaines ; **2**, centre secondaire des **Memecylon** sect. **Pseudonaxiandra** ; **3**, centre secondaire des **Warneckea** afro-malgaches ; **4**, sanctuaire guinéo-djallonien ; **5**, centre libéro-biafréen ; **6** , centre zambézo-tanzanien ; **7**, centre zambézo-transvaalien. (X, vide éthiopien ; Y, transgression crétacée ; Z, lignes des fractures et du volcanisme de la chaîne orientale).

CENTRES DES *MELASTOMATOIDEAE*

A. — Centres guinéo-congolais.

1. **Sanctuaire guinéo-djallonien** (Fig. 21, *4*). — Il bénéficie de plusieurs facteurs favorables : proximité de la fracture atlantique ; permanence d'un socle rocheux ; moyenne altitude qui assure une certaine mésothermie ; relief tourmenté avec de nombreuses niches écologiques ; pluviométrie encore satisfaisante, bien que situé à la limite nord-ouest de la région guinéo-congolaise.

On peut lui attribuer : 1) une espèce du genre néotropical *Chaetolepis* ; 2) un *Dichaetanthera* et un *Cincinnobotrys* disjoints de l'aire ; 3) un *Calliella* endémique, souche

présumée des *Melastomastrum* ; 4) un *Dissotis* (subg. *Paleodissotis*) et un *Feliciadamia*, endémiques, de classification incertaine ; 5) la population résiduelle des *Osbeckia* africains ; 6) une population disjointe d'*Heterotis* (*Argyrella*) mésothermes ; 7) plusieurs espèces endémiques des genres *Melastomastrum, Heterotis* sect. *Cyclostemma*, de tendance soudanienne, dont on peut penser qu'ils ont eu une extension plus importante, puis réduite par les avancées quaternaires du climat sahélien [1].

2. **Centre libéro-biafréen** (Fig. 21, *5*). — Ce centre procéderait du précédent, ou lui aurait été commun à des époques antérieures. Mais tandis que le premier a été conservateur et recèle des paléoendémiques, le second a été le centre de différenciation des principales lignées africaines : toutes les *Sonerileae*, à l'exception des *Cincinnobotrys* ; puis les *Osbeckieae* : *Tristemma, Heterotis, Dissotis* subg. *Dupineta*, etc., qui caractérisent surtout les domaines occidentaux de la région guinéo-congolaise.

B. — Centres zambésiens.

La région zambézienne, située au sud du bassin du Congo, ayant eu des rapports avec Madagascar, et dont les limites trangressent la zone tropicale du Capricorne, apporte des éléments différents.

1. **Centre zambézo-tanzanien** (Fig. 21, *6*). — C'est essentiellement un centre d'altitude, établi initialement sur une aire gondwanienne afro-malgache. Il en a conservé : 1) des *Osbeckieae*, plutôt tropophiles, à une période relativement sèche ; 2) des *Sonerileae* réduites à quelques *Gravesia*, à une période plus humide ; 3) des *Memecyleae* à chacune de ces périodes. A partir de ces éléments s'est développée une flore submontagnarde (+ 800 m) et montagnarde (jusqu'à 2500 m). Même des espèces allogènes, normalement planitiaires, se situent ici en altitude : ainsi, *Antherotoma senegambiensis* atteint 2700 m, *Tristemma mauritianum* 1950 m, etc. Il y a davantage de *Memecyleae* dans les régions basses, bien que quelques-unes soient également montagnardes, comme *M. myrtilloides* (2000 m), *M. deminutum* (2200 m), etc., alliées à des espèces microphylles et montagnardes de Madagascar.

C'est ce centre qui a produit le plus grand pourcentage d'*Osbeckieae* arborescentes tropophiles, souvent protéranthées. Son rôle a été primordial dans la diffusion des *Dissotis* dans les régions périforestières, surtout zambéziennes.

2. **Centre zambézo-transvaalien** (Fig. 21, *7*). — Il présente de l'intérêt par sa position sur la périphérie sud de l'aire générale. C'est un centre secondaire auquel on peut attribuer le développement de quelques espèces néoténiques, du genre *Antherotoma* principalement, qui ont acquis la faculté de se disperser sur les substrats sélectifs. Toutefois, malgré la présence d'une paléoendémique (*Pseudosbeckia swynnertonii*) et l'accueil de quelques autres orophiles (*Dissotis princeps, Heterotis* (*Argyrella*) *canescens*) on peut surtout le citer comme exemple, *a contrario*, de l'inexistence d'une réelle flore mésotherme de l'hémisphère sud.

1. Pour les *Melastomataceae* épiphytes de ce sanctuaire, voir Johansson (1974 : 42 et fig. 64).

LE VIDE ÉTHIOPIEN

La position des divers foyers présumés met en évidence la pauvreté surprenante du massif éthiopien en *Melastomataceae*. On n'y recense que 5 espèces non ligneuses, toutes banales, de grande extension, dont la présence est probablement récente (postquaternaire), et aucune *Memecyleae*. Cette situation négative, qui contraste si nettement avec celle du sanctuaire guinéo-djallonien, pose des questions.

En effet, ce massif, avec ses quelques sommets satellites, est un véritable carrefour floristique dont les éléments, selon leur position en altitude, sont d'origines très diverses (Friis et al., 1990). Quant à la flore tertiaire (forêt) elle est bien connue grâce à de nombreux travaux sur les bois fossiles, dont les résultats ont été récapitulés par Gros (1992). Les forêts ont été surtout importantes au Miocène (31 genres, 49 espèces) et au Pléistocène (51 genres, 86 espèces), avec des représentants diversement ombrophiles et tropophiles. Les conditions étaient donc favorables à l'existence de *Melastomataceae*.

On peut probablement évoquer trois causes à ces lacunes : 1) même en absence de foyer, il y aurait bien eu des *Melastomataceae* au cours du Tertiaire, mais elles auraient été anéanties par les mêmes conditions qui ont permis l'installation des holarctiques au cours du Quaternaire ; 2) il n'y a probablement jamais eu de *Memecyleae* pour les raisons citées ailleurs, (p. 302) ; 3) depuis le Quaternaire le massif éthiopien est isolé de l'aire générale, du foyer tanzanien surtout, par la dépression désertique du Turkana (= lac Rodolphe).

VII. CONDITIONS ACTUELLES ET HISTORIQUES DU PEUPLEMENT

CONDITIONS ACTUELLES (Fig. 22)

L'aire générale, axée sur la zone équatoriale, est sensiblement déplacée vers le sud. C'est-à-dire qu'elle ne déborde pas de la région soudanienne vers le nord, tandis que, vers le sud, elle occupe toute la région zambézienne et s'étend au-delà du tropique du Capricorne jusqu'au Cap. Le facteur hydrique est déterminant, de sorte que les limites sont définies par quelques espèces annuelles les moins exigeantes, dont le type est *Antherotoma naudinii*. En hémisphère nord, la limite est très en retrait de l'isohyète 500 mm, sauf quelques exceptions dues à des microclimats marins (Sénégal, Somalie, par ex.). En hémisphère sud, l'écart est moins important et les transgressions plus nombreuses, parce que, pour ces régions extratropicales, une température plus modérée réduit le taux d'aridité.

D'une manière générale, on peut estimer qu'en hémisphère nord, les espèces frutescentes, même tropophytes, sont limitées par l'isohyète 800 mm, sauf conditions édaphiques particulières. Les *Melastomataceae* sont ainsi exclues de trois importantes régions du continent : 1) Toute la zone désertique du Sahara, de l'Atlantique à la Mer Rouge ; 2) la région désertique de Somalie ; 3) les déserts de Namibie et du Kalahari en hémisphère sud.

Malgré ces conditions défavorables, on pourrait s'étonner de ce que les *Melastomataceae* n'aient pas différencié davantage de géophytes du type *Dissotis grandiflora*, par ex., mais plus xériques et pouvant occuper les régions soudaniennes, sinon saheliennes. C'est qu'il faut bien

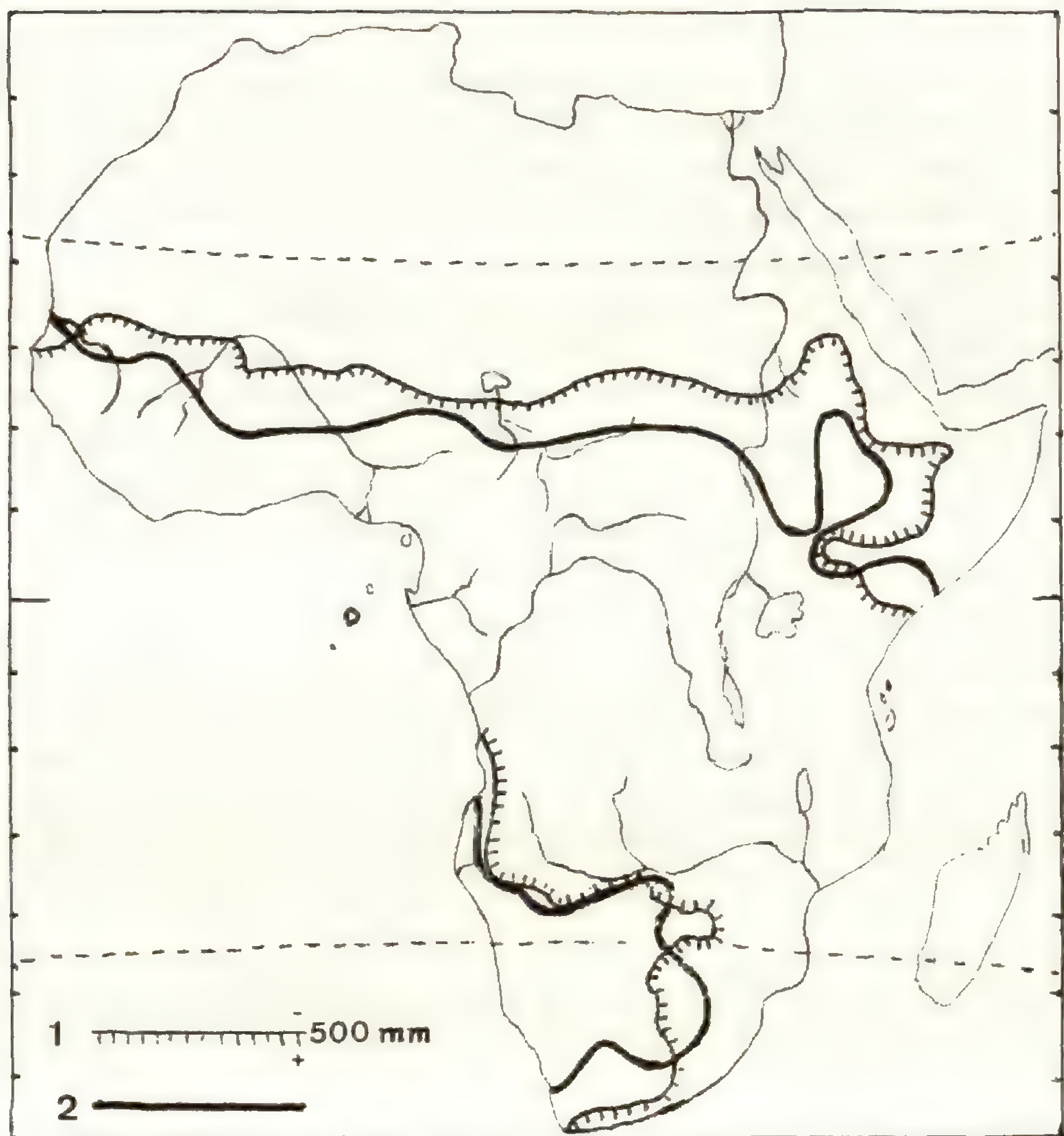


Fig. 22. — Aire générale des **Melastomataceae**, surtout définie par celle d'**Antherotoma naudinii** : **1**, isohyète 500 mm ; **2**, limite de l'aire. En hémisphère nord la limite reste généralement très en retrait des 500 mm, sauf quelques cas de biotopes intrazonaux. En hémisphère sud l'aire transgresse plus fréquemment cette même isohyète, probablement en raison d'une température plus basse et d'une moindre aridité.

admettre que, génétiquement, les *Melastomataceae* n'ont aucune tendance à la xérophilie et que c'est par involution néoténique chez quelques groupes, qu'elles ont pu gagner de nouveaux territoires. En revanche, une plus large tolérance thermique aurait dû permettre, à des éléments mésothermes, d'étendre leur aire à des régions tempérées chaudes, comme cela existe en Amérique, surtout par le genre *Rhexia*, et en Asie des moussons où une telle flore représente 18 % des *Melastomataceae* asiatiques (Nayar, 1972).

Or, en Afrique, nous n'avons rien de semblable, sinon par quelques orophiles. Dans l'hémisphère sud, à l'exception de 1 à 2 *Memecylon* endémiques, nous avons vu que le peuplement se limite à quelques espèces de grande extension. Dans l'hémisphère nord, l'aridité actuelle du Sahara exclut toute transition thermique entre le climat tropical et le climat méditerranéen. Toutefois, la question reste posée de savoir si cette région n'hébergeait pas de mésothermes à l'époque préquaternaire.

CONDITIONS HISTORIQUES

Les quelques propositions de ce chapitre sont nécessairement très sommaires et approximatives. Elles ne reposent que sur la chorologie actuelle et ne sont pas l'œuvre d'un spécialiste.

Parmi les différents facteurs qui empêchèrent les *Melastomataceae* africaines d'égaler la magnificence de celles d'Amérique et d'Asie, évoquons seulement celui que nous supposons d'ordre génétique : nous n'avons pas eu de genres comme les *Miconia* (Amérique) et les *Medinilla* (Asie), qui ont eu la faculté de se diversifier par des modifications mineures de leurs caractères, sans qu'il y ait eu nécessité d'adaptation à des milieux variés, ni besoin de compartimentages écologiques. Les véritables causes sont celles qui ont également affecté d'autres familles végétales. Depuis longtemps, des phytogéographes (RAVEN & AXELROD, 1974 ; SCHNELL, 1976 ; etc.) ont attiré l'attention sur ce fait que certains groupes, largement représentés, de part et d'autre, dans d'autres régions florales, sont appauvris, ou manquent absolument en Afrique. Ces lacunes sont imputées, le plus souvent, aux bouleversements géographiques et climatiques qui ont particulièrement éprouvé le continent.

Nous n'avons pas à nous préoccuper du foyer initial des *Melastomataceae*, puisque, dès le Crétacé, les grands groupes biomorphologiques : *Memecyleae* constitutives des forêts ; Sonerileae (+ *Bertolonieae*) sciaphiles des sous-bois ; *Osbeckieae* (+ *Tibouchineae*) héliophiles des formations plus ouvertes, s'étendaient déjà sur le Gondwana, lequel, en raison de son étendue, quelle que soit sa position latitudinale, et malgré la continentalité, offrait les conditions nécessaires au développement de ces premières lignées. Cette vaste extension est attestée par les répartitions actuelles et par les palynogenres crétacés, communs à l'Afrique et à l'Amérique (SALARD-CHEBOLDAEFF, 1978).

Quant aux lignées africaines, bien que nous soyons démunis de documents les concernant, nous pouvons en esquisser l'histoire grâce aux nombreux travaux sur les bois et pollens fossiles, qui nous donnent une représentation suffisante des environnements tertiaires.

A. — SÉPARATION DES FOYERS DE L'OUEST ET DE L'EST.

Dès la fracture atlantique, d'importantes transgressions marines vont façonner la physiographie actuelle : la Haute Afrique orientale ; la Basse Afrique occidentale, d'où émergent seulement le Hoggar, au centre, et le massif libéro-djallonien à l'ouest. En conséquence, les lignées sont isolées sur leur centre de développement : celles de l'aire afro-malgache d'une part, celles du sanctuaire libéro-djallonien d'autre part. Ce qui suppose que des groupes planitiaires ont pu être détruits.

B. — POSITION NORD-AFRICAINE DE LA FLORE INTERTROPICALE.

A l'Eocène, le continent africain a recouvré son unité ; mais, en raison de sa position latitudinale, c'est sur la région septentrionale que s'est développée la flore intertropicale : soit la forêt équatoriale, bordée de part et d'autre des forêts tropophiles. En conséquence, la zone subtropicale nord se situe hors du continent, soit sur la Téthys, soit sur le sud de l'Europe. Quant aux zones méridionales, elles sont occupées par la flore paléoafricaine dont les éléments

sont plus ou moins xériques ou montagnards. C'est dans cette zone, probablement très étendue, et dès cette époque, que certaines *Osbeckieae* orientales ont pu progresser vers l'ouest.

Le cas des *Osbeckia*. — On peut penser, d'après les aires actuelles, que les *Osbeckia* se sont développés sur la périphérie septentrionale des forêts tropophiles. A l'Oligocène la Téthys ne devait guère s'opposer à leur passage si l'on en juge par la facilité de leur propagation sur les terres dispersées de l'Indo-Malaisie. On peut donc admettre : d'une part, qu'ils ont atteint les Indes par la voie saharo-sindienne ; d'autre part, qu'ils ont pu s'établir sur le sud de l'Europe, avant même la conjonction Euro-Sibérie. Il se pourrait ainsi que cette lignée soit à l'origine des populations miocènes d'*Osbeckieae* étudiées par PINGEN & COLLINSON (1991).

En Afrique, les *Osbeckia* auraient dû suivre la migration générale ; or, nous ne connaissons que quelques paléoendémiques du sanctuaire djallonien. Il est probable que s'il y a eu des populations attardées, soit en Ethiopie, soit au Hoggar, elles ont été anéanties au cours du Quaternaire.

C. — LA MIGRATION.

Les événements paléogéographiques des époques ultérieures, au cours desquelles la translation du socle vers le nord a imposé une migration de sens inverse des flores zonales, ont concerné les *Melastomataceae*. La migration des centres orientaux et occidentaux s'est surtout produite par des voies parallèles sans échanges latéraux importants.

1. **Développement et isolement du centre zambézo-tanzanien**. — La chaîne des Grands Lacs (fractures d'abord, puis surrections volcaniques) a été une barrière efficace contre l'extension vers l'ouest de la flore d'origine afro-malgache. En revanche les conditions nouvelles ainsi créées sur le versant indien, ont permis la diversification, tant d'éléments ombrophiles en altitude que d'éléments tropophiles sur les plateaux de la région zambézienne.

2. **Extension méridionale de la flore du sanctuaire guinéo-djallonien**. — A l'ouest, à la faveur de régions de moyenne altitude, les éléments du centre guinéo-djallonien sont passés sur le centre secondaire libéro-biafréen d'où il se sont diversifiés dans la région guinéo-congolaise.

D. — ECHANGES AMPHI-ÉQUATORIAUX.

Bénéficiant de conditions locales, des éléments paléoafricains ont été débordés et sont ainsi passés dans les zones septentrionales de l'aire générale.

1. **Le cas des *Memecyleae***. — Il est tellement surprenant qu'aucun bois de *Memecyleae* ne figure parmi les fossiles des forêts tertiaires de l'hémisphère nord, que l'on peut douter de leur présence. En effet, les *Memecyleae* étant d'origine plutôt méridionale, il est possible qu'elles ne soient parvenues que tardivement sur les zones septentrionales des forêts intertropicales, grâce à la conjonction de leur propre extension vers le nord et de la progression inverse de ces forêts vers le sud.

Tandis que nous connaissons de nombreux genres forestiers de familles diverses qui ont égrené leurs espèces vicariantes du Sahel à la forêt équatoriale, on n'observe rien de semblable pour les *Memecyleae* sempervirentes (tout au plus sclérophylles ou microphylles), toujours maintenues sur la zone guinéo-soudanienne par leurs besoins en eau. Ainsi, pour le

Centrafrique, Boulvert (1977) indique l'isohyète 1300 mm comme limite des *Memecyleae* régionales. A titre d'exception rappelons que *Warneckea sansibarica* atteint l'isohyète 700 mm en Somalie. Ce manque d'adaptation xérique est particulier à l'hémiphère nord, ainsi que cela est confirmé, *a contrario*, par l'existence de tropophiles au sud du tropique du Capricorne, en Afrique et surtout à Madagascar (Jacques-Félix, 1984-1985).

On doit donc écarter l'idée d'un passage direct de *Memecyleae* africaines vers l'Europe. De sorte que la présence d'un *Memecylon* miocène en Allemagne ne pourrait se justifier que par une origine asiatique, comme cela est envisagé par Pingen & Collinson (1991).

2. **Le cas des *Antherotoma*.** — Parmi les espèces amphiéquatoriales non forestières, on peut citer les *Antherotoma*, probablement d'origine méridionale, mais qui ont quelques endémiques dans la région soudanienne, et aussi quelques espèces très largement répandues (p. 282).

3. **Le cas des *Argyrella*.** — Nous supposons que cette lignée, plus mésotherme et montagnarde qu'*Antherotoma*, serait d'origine septentrionale et aurait suivi la migration occidentale par les sommets Djallon, Cameroun, Angola, puis l'Afrique du sud (p. 288).

E. — Aires transafricaines morcelées.

On peut cependant citer quelques exemples d'extension latitudinale.

1. **Le cas des *Cincinnobotrys*** (Fig. 20). — Les *Sonerileae*, tant en Afrique, qu'à Madagascar (Perrier, 1932) et qu'en Asie (Nayar, 1972), sont, certes, ombrophiles, mais la plupart exigent des habitats-refuges plus ou moins discontinus. Ainsi, nous avons déjà évoqué (p. 295) l'isolement du *C. felicis* de Guinée et du *C. letouzeyi* du Cameroun.

Quelles furent les conditions qui permirent le rapprochement de ces stations géographiquement éloignées ? On peut penser qu'elles étaient réunies lors de l'installation de la forêt équatoriale sur les sommets Djallon, Atacora, Baoutchi, Adamaoua, hauteurs Congo-Nil, qui offraient des relais suffisamment rapprochés de niches-refuges ; cette hypothèse suppose la destruction de ces petits peuplements, sinon de taxa, intermédiaires.

2. ***Dissotis* et *Dichaetanthera*** (Fig. 19). — Si, selon notre conception, les *Dissotis* (*Dissotis*) sect. *Macrocarpae* sont exclusivement issus du centre zambézo-tanzanien, quelques espèces endémiques occidentales témoigneraient de rapports Est-Ouest antérieurs à l'invasion des *Dissotis* savanicoles. Ce serait le cas du *D. barteri* (Ile du Prince et quelques sommets du Gabon) ainsi que du *D. splendens* des grès de Guinée. Toutefois, le *Dissotis* (*Paleodissotis*) *leonensis*, également endémique du sanctuaire guinéo-djallonien, peut être également proposé comme souche du genre. Cela conduirait à évoquer une aire gondwanienne transafricaine de *Dissotis* ancestraux, ultérieurement submergés par la forêt congolaise.

Ce serait aussi l'histoire des *Dichaetanthera*, sauf que quelques espèces se sont adaptées à l'ombrophilie.

F. — Quaternaire

On peut supposer qu'au Pliocène le peuplement des *Melastomataceae* était sensiblement à l'image de la situation actuelle dans les zones équatoriales et de l'hémisphère sud. Par contre, il est probable que l'aire était plus étendue dans l'hémisphère nord et accueillait des éléments

tropophiles et mésothermes. En effet, bien que non reconnues parmi les pollens fossiles de la flore tertiaire du Sahara (MALEY, 1983), nous avons admis, à propos des *Osbeckia*, que des *Melastomataceae* de tendance mésotherme se seraient différenciées sur la périphérie nord et auraient été détruites lors des phases froides et arides du Pléistocène, à l'exception (peut-être) des *Argyrella*.

Il ne restait donc, logiquement, aucune de ces *Melastomataceae* d'arrière-garde parmi la végétation qui, au cours de l'Holocène, a reconquis le sud du Sahara et dont les espèces ont été identifiées par MALEY (1983,1989). Pour nous, les quelques populations intrazonales sahéliennes que nous connaissons, ne sont donc aucunement résiduelles et ont été assurées par les moyens ordinaires de dispersion (zoochorie) d'espèces soudano-guinéennes actuelles.

Nous manquons pareillement de documents fossiles sur les *Melastomataceae* de la région guinéo-congolaise. Toutefois, rappelons (p. 252) que pour un site en altitude, BONNEFILLE et al. (1991) ont reconnu la permanence du *Dissotis trothae* depuis l'Holocène à nos jours. En ce qui concerne l'environnement forestier, BENGO & MALEY (1991) ont montré qu'il n'y avait jamais eu d'interruption absolue au cours des phases de refroidissement. Enfin, DECHAMPS et al. (1988) ont identifié de nombreux représentants d'une forêt mi-Holocène du littoral gabonais. Encore une fois, aucune *Memecyleae* n'est citée, bien que *Spathandra blakeoides* soit une essence assez répandue dans ces régions.

En conclusion, malgré le manque de document, on peut penser que le Quaternaire n'a pas provoqué de modification qualitative parmi les *Melastomataceae* forestières.

VIII. CONCLUSIONS

En résumé, hormis son décalage sur l'hémisphère sud, le peuplement africain est caractérisé par sa double origine apparente et la pauvreté de sa flore comparée à celle des deux autres empires floraux.

1. Extinction, en Afrique, de lignées paléotropicales ombrophiles.

Nous avons vu que toutes nos *Sonerileae* sont, soit d'origine ouest-africaine, soit d'origine malgache, sans aucun genre gondwanien disjoint. Chez les *Dissochaeteae*, si nous admettons que nos quelques *Medinilla* sont un ultime élément de liaison, *Ochthocharis* est le seul exemple de genre afro-malais. Compte tenu des rapports prolongés entre l'Afrique et l'Indo-Malaisie, nous supposons qu'il s'agit de lacunes accidentelles et qu'elles remontent à la transgression paléocène. Il est peu probable que nous puissions disposer un jour de fossiles témoins, mais il est évident que cet événement géographique est la cause d'une séparation durable entre les foyers occidentaux et orientaux du continent.

2. Postulat d'une Flore mésotherme méditerranéo-sindienne au cours du Miocène.

Deux arguments autorisent cette hypothèse : a) l'existence d'une aire fossilifère européenne, étudiée par PINGEN & COLLINSON (1991) ; b) l'existence du centre Himalaya-Yunnan, étudié par NAYAR (1972). Il est donc très probable qu'une flore mésotherme s'est développée sur ces régions et se raccordait à la flore tropicale, soit, pour nous, sur le nord du continent, où nous avons situé l'origine des *Osbeckia*.

La composition floristique de la flore asiatique mésotherme est, pour nous, botanistes africains, un réel sujet d'étonnement. NAYAR (1972), qui en a fait un inventaire détaillé, a relevé 128 espèces. Si les *Sonerila, Osbeckia* et *Memecylon* y sont largement représentés, il y a aussi plusieurs genres de *Sonerileae* et *Oxysporeae* qui sont exclusifs de ces régions.

Certes, une flore miocène d'Afrique du nord ne pouvait être déjà aussi diversifiée, mais on peut penser qu'elle recelait quelques éléments qui nous sont aujourd'hui inconnus. L'existence de *Sonerileae*, par ex., nous ramènerait, peut-être, à l'histoire de certains *Cincinnobotrys* et du *Feliciadamia* de l'ouest africain. Remarquons que les *Oxysporeae*, bien représentées à l'Himalaya-Yunnan, manquent en Afrique.

Qu'une telle flore ait été radicalement détruite, non seulement en Europe, mais aussi en Afrique, s'explique aisément par les glaciations du Quaternaire, destructions devenues irrémédiables par l'aridité actuelle de l'axe saharo-sindien, tandis que le centre Himalaya-Yunnan a bénéficié de la mousson.

Aucun argument ne plaide en faveur d'un centre floristique mésotherme sur la périphérie sud de l'aire.

BIBLIOGRAPHIE [1]

ADAM, J. G., 1971. — Mélastomacées, *in* Flore descriptive des Monts Nimba. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat., B, Bot.* 20 : 356-375.

AKÉ ASSI, L., 1963. — *Etude floristique de la Côte d'Ivoire,* 321 p.

AKÉ ASSI, L., 1984. — *Flore de la Côte d'Ivoire : Etude descriptive et biogéographique, avec quelques notes ethnobotaniques,* 1206 p. (Thèse).

ALMEDA, F., 1990. — *Melastomataceae, in Manual of the Flowering Plants of Hawaï* 65 : 903-917.

ALMEDA, F. & CHUANG, T. I., 1992. — Chromosome numbers and their systematic significance in some mexican *Melastomataceae. Syst. Bot.* 17 (4) : 583-593.

AMBOUGOU ATISSO, V., 1990. — Analyse pollinique des réserves alimentaires d'*Apis mellifica adansonii* Lat. et d'*Hypotrigona sp.* (Hym. apidae sociaux) de la région de Makokou (N. E. Gabon). *Bull. Soc. Bot. France* 137, *Actual. Bot.* : 166-169.

BAAS, P., 1981. — A note on stomatal types and crystals in the leaves of *Melastomataceae. Blumea* 27 : 475-479.

BAILLON, H. E., 1879*a*. — Monographie des Mélastomacées. *Histoire des plantes* 7 : 1-65.

BAILLON, H. E., 1879*b*. — Nouvelles observations sur les Mélastomacées. *Adansonia* 12 : 70-97.

BAKHUIZEN VAN DEN BRINK JR., R. C., 1943-1945 (1946). — A contribution to the Knowledge of the *Melastomataceae* occuring in the Malay Archipelago especially in the Netherlands East Indies. *Recueil Trav. Bot. Néerl.* 40 : 391 p.

BAUMGRATZ, J. F. A., 1989. — O gênero *Bertolonia* Raddi (*Melastomataceae) :* Revisâo Taxonômica e Consideraçôes Anatômicas. *Arch.. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 30 : 69-213.

BEAUVOIS, A. PALISOT DE, 1806. — *Flore d'Oware et de Bénin, en Afrique.* Vol. 1.

BENGO, M. D. & MALEY, J., 1991. — Analyses des flux polliniques sur la marge sud du Golfe de Guinée depuis 135 000 ans. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 313 : 843-849.

1. Pour une bibliographie plus complète d'environ 550 références, voir S. RENNER (1991).

BENTHAM, G., 1849. — *Flora Nigritiana* : *Melastomaceae*, p. 344-358, *in* W. J. HOOKER, *Niger Flora*.

BONNEFILLE, R., RIOLLET, G. & BUCHET, G. 1991. — Nouvelle séquence pollinique d'une tourbière de la crête Zaïre-Nil (Burundi). *Rev. Paléobot. Palyn.* 67 : 315-330.

BONPLAND, A. J. A., 1823. — *In* HUMBOLDT, F. H. A. & BONPLAND A. J. A., *Monographie des Mélastomatacées* (Rhexies, 1-158, 60 pl.) : *Rhexia princeps*, p. 122, pl. 46.

BOULVERT, Y., 1977. — *Catalogue de la Flore Centrafrique*. ORSTOM, édit.

BOUREAU, E., CHEBOLDAEFF-SALARD, M., KOENIGUER, J.-C. & LOUVET, P., 1983. — Evolution des flores et de la végétation tertiaires en Afrique, au nord de l'Equateur. *Bothalia* 14 : 355-367.

BREMER, K., 1981. — Seeds and embryos in Sri Lanka (Ceylonese) species of *Memecylon*, with notes on *Spathandra (Melastomataceae)*. *Nordic. J. Bot.* 1 : 62-65.

CANDOLLE, A. P. DE, 1828. — Premier Mémoire sur la famille des Mélastomatacées. 84 p., 10 pl. « *Collection de Mémoires pour servir à l'Histoire du Règne Végétal* ».

CHADEFAUD, M., 1955 — Sur les pièces florales pluriramées : calices à sépalules, méristémonie, pétalostèmes, obdiplostémonie. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 240 : 1355-1358.

COGNIAUX, A., 1891. — *Melastomataceae, in Monographiae phanerogamarum* 7, 1256 p.

CREMERS, G., 1986. — *Architecture végétative et structure inflorescentielle de quelques Melastomaceae guyanaises*. ORSTOM, édit., 248 p., 49 fig.

DECHAMPS, R., GUILLET, B. & SCHWARTZ, D., 1988. — Découverte d'une flore forestière mi-Holocène (5800-3100 B. P.) conservée in situ sur le littoral ponténégrin (R. P. du Congo). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 306 : 615-618.

DETIENNE, P., 1988. — Apport de l'anatomie des bois à la botanique tropicale. *Bull. Soc. Bot. France* 135, *Actual. Bot.* 3 : 7-17.

DON, D., 1823. — An illustration of the natural family called *Melastomaceae*. *Mem. Wern. Nat. Hist. Soc.* 4 : 276-329.

FARRON, CL. & FAVARGER, CL., 1983-84. — Contribution à la cytotaxonomie des Mélastomatacées. *Garcia de Orta,* Sér. Bot. 6 (1-2) : 83-88.

FAVARGER, CL., 1952. — Recherches sur quelques Mélastomacées d'Afrique occidentale. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 62 : 1-65.

FAVARGER, CL., 1962. — Nouvelles recherches sur les Mélastomatacées. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 72 : 290-305.

FEISSLY, CL., 1964. — Sur l'ornementation du tube calicinal de quelques Osbeckiées africaines. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 87 : 137-170.

FERNANDES, A. & R., 1954*a*. — Sur la position systématique de la section *Pseudodissotis* Cogn. du genre *Osbeckia* L. (Note préliminaire). *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2a, 28 : 61-76.

FERNANDES, A. & R., 1954*b*. — Sobre a posiçaô sistematica da secçaô *Pseudodissotis* Cogn. do genero *Osbeckia* L. *Garcia de Orta* 2 : 165-197, 14 pl.

FERNANDES, A. & R., 1954*c* — Contribution to the Knowledge of the *Melastomataceae* of Moçambique (Preliminary Report). *Bol. Soc. Brot.,* ser. 2a, 28 : 203-214, 6 pl.

FERNANDES, A. & R., 1955. — Contribuiçâo para o conecimento das Melastomataceas de Moçambique. *Anais Junta. Invest. Ultramar* : 1-75, 6 pl.

FERNANDES, A. & R., 1956. — Le genre *Gravesia* Naud. au continent africain. *Bol. Soc. Brot.*, ser. 2a, 30 : 109-116, 2 pl.

FERNANDES, A. & R., 1962*a*. — O que é *Osbeckia tubulosa* Sm.? *Trab. Centro Bot. Junta Invest. Ultramar* : 1-9, 2 pl.

FERNANDES, A. & R., 1962*b*. — *Les voyages de Manoel Galvaô da Sylva au Mozambique*. Junta Invest. Ultramar Compt. Rend. IVe Réunion AETFAT, Lisbonne 1961.

FRIIS, I. & MESFIN TADESSE, 1990. — The evergreen forests of tropical N. E. Africa. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 23a : 249-263. Comptes Rendus de la douzième réunion plénière de l'AETFAT, Hambourg, 4-10 septembre 1988.

GILG, E., 1898. — *In* A. ENGLER : Monographieen Afrikanischer Pflanzen-Familien Und-Gattungen. II *Melastomataceae,* 52 p., 10 pl.

GOETZEE, J. A., 1983. — Intimations on the Tertiary vegetation of southern Africa. *Bothalia* 14 : 345-354.

GROS, J. P., 1992. — Les bois fossiles d'Ethiopie. Inventaire systématique. *Geobios* 25 (1) : 3-12.

GUNN, CH. R., WIERSEMA, J. H., RITCHIE, C. A. & J. H. KIRKBRIDE, JR., 1992. — Families and genera of Spermatophytes recognised by the Agricultural Research Service. *Techn. Bull.* 1796, 499 p.

GUERS, J., 1969. — *Melastomataceae, in* Palynologie africaine IX, *Bull. I.F.A.N.* 31, sér. A (2) : pl. 186.

GUERS, J., 1971. — *Melastomataceae, in* Palynologie africaine, *Bull. I.F.A.N.* 33, sér. A (2) : pl. 232-235.

GUERS, J., 1974. — *Melastomataceae, in* Pollen et spores d'Afrique tropicale. A.P.L.F. *Travaux et documents de géographie tropicale,* C.E.G.E.T. Talence, 16 : 194-207, pl. 72, 73, 74.

GUILLEMIN, J. -B., PERROTTET, G. S. & RICHARD, A., 1830-33. — *Florae Senegambiae tentamem.* 316 p., 72 pl.

HANSEN, C., 1977. — The Asiatic Species of *Osbeckia* (*Melastomataceae*). *Ginkgoana* 4 : 1-150, 20 pl.

HANSEN, C. & WICKENS, G. E., 1981. — A Revision of *Ochthocharis* (*Melastomataceae*), including *Phaeoneuron* of Africa. *Kew Bull.* 36 : 13-29, 2 pl.

JACQUES-FÉLIX, H., 1935. — Anatomie et biologie du *Dissotis jacquesii* A. Chev. (Mélastomacées). *Bull. Soc. Bot. France* 82 : 284-294.

JACQUES-FÉLIX, H., 1953. — Sur quelques *Melastomaceae* d'Afrique. *Bull. I.F.A.N.* 15 (3). : 972-1001.

JACQUES-FÉLIX, H., 1973. — Le genre *Amphiblemma* Naud. (Mélastomacées). *Adansonia,* sér. 2, 13 (4) : 429-459.

JACQUES-FÉLIX, H., 1974*a.* — Le genre *Dicellandra* Hook. f. (Mélastomacées). *Adansonia,* sér. 2, 14 (1) : 77-98.

JACQUES-FÉLIX, H., 1974*b.* — Le genre *Melastomastrum* Naudin (*Melastomataceae*). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.,* sér. 3, n° 270, *Bot.* 17 : 49-84.

JACQUES-FÉLIX, H., 1976*a.* — Le genre *Cincinnobotrys* Gilg (Mélastomatacées). *Adansonia,* sér. 2, 16 (3) : 355-377.

JACQUES-FÉLIX, H., 1976*b.* — Le genre *Tristemma* Jussieu (*Melastomataceae*). *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.,* sér. 3, n° 418, *Bot.* 28 : 137-207.

JACQUES-FÉLIX, H., 1977*a.* — Le genre *Preussiella* Gilg (Mélastomatacées). *Adansonia,* sér. 2, 16 (4) : 405-414.

JACQUES-FÉLIX, H.,1977*b.* — La graine et l'embryon chez les *Memecylon* (Mélastomatacées) africains. *Adansonia,* sér. 2, 17 (2) : 193-200.

JACQUES-FÉLIX, H., 1981*a.* — Observations sur les caractères staminaux et la classification des *Osbeckieae (Melastomataceae)* capsulaires africaines. *Adansonia,* sér. 2, 20 (4) : 405-429.

JACQUES-FÉLIX, H., 1981*b.* — Révision du genre *Calvoa* (*Melastomataceae*). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., 3, sect. B, *Adansonia,* n° 2 : 123-143.

JACQUES-FÉLIX, H., 1984 (publ. 1985). — Les *Memecyleae (Melastomataceae)* de Madagascar (1re partie). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* 4e sér., 6, sect. B, *Adansonia,* n° 4 : 383-451.

JACQUES-FÉLIX, H., MOUTON, J. A. & CHALOPIN, M., 1978. — Nervation et types foliaires chez les *Memecylon* (Melast.) africains. *Adansonia,* sér. 2, 18 (1) : 67-81.

JACQUES-FÉLIX, H. & LEUENBERGER, B. E., 1980. — Observations sur l'*Osbeckia togoensis* Leuenberger (*Melastomataceae*). *Willdenowia* 10 : 27-31.

JACQUES-FÉLIX, H. & MOUTON, J., 1980. — Identification des *Memecyleae (Melastomataceae)* de l'Ouest-Africain d'après leurs caractères végétatifs. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., B*, 4e sér., 2 (1) : 3-19.

JOHANSSON, D., 1974. — Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59 : 1-129.

JOHNSON. L. A. S. & BRIGGS, B.G., 1984. — *Myrtales* and *Myrtaceae* — A Phylogenetic analysis. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 700-756.

KLUCKING, E. P., 1989. — *Leaf venation patterns.* 4. *Melastomataceae,* 283 p., 118 pl.

LEBRUN, J.-P. & STORK, A. L., 1991. — *Enumération des plantes à fleurs d'Afrique Tropicale.* I, 249 p.

LEINFELLNER, VON W., 1958. — Zur Morphologie des Melastomaceen-Staubblattes. *Oesterr. Bot. Z.* 105 : 44-70, 8 pl.

LETOUZEY, R., 1968. — *Les botanistes au Cameroun in Flore du Cameroun.* Vol. 7.

LIGNIER, O, 1887. — Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées. *Arch. Bot. N. France* 4 : 455 p., 18 pl. (Thèse).

LOUVET, P. & MAGNIER, P., 1973. — *Confirmation de la dérive du continent africain au Tertiaire par la paléobotanique.* Compt. Rend. 96ème Congr. natl. Soc. sav. Toulouse, 1971, sci. V : 177-189.

MALEY, J., 1983. — Histoire de la végétation et du climat de l'Afrique nord-tropicale au Quaternaire récent. *Bothalia* 14 : 377-389.

MALEY, J., 1989. — 20.000 ans d'évolution des climats du Sahara Central aux Savanes tropicales humides, pp. 34-52, *in « sud Sahara Sahel nord »*. Centre Culturel Français d'Abidjan, édit.

MALEY, J. & LIVINGSTONE, D.A., 1983. — Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur : premières données polliniques. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 296 : 1287-1292.

MENTINK, H. & BAAS, P., 1992. — Leaf anatomy of the *Melastomataceae, Memecylaceae,* and *Crypteroniaceae. Blumea* 37 : 189-225.

MORLEY, T., 1953. — The genus *Mouriri (Melastomataceae)*. A sectional revision based on anatomy and morphology. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 26 (3) : 223-312, pl. 22-26, 53 fig. *in* text..

MORLEY, T., 1989. — New species and other taxonomic matters in the new wold *Memecyleae (Melastomataceae). Ann. Missouri Bot. Gard.* 76 : 430-443.

NAYAR, M. P., 1972. — Centres of Development and Patterns of Distribution of the family *Melastomataceae* in Indo-Malesia. *Bull. Bot. Surv. India* 14 : 1-12.

PALÉZIEUX, PH. DE, 1899. — Anatomisch-systematiche Unterschung des Blattes der Melastomaceen... *Bull. Herb. Boissier* 7 : 1-83, 3 pl.

PATEL, V. C., SKVARLA, J. J. & RAVEN, P. H., 1984. — Pollen characters in relation to the delimitation of Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 858-969.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1932. — Les Mélastomacées de Madagascar. *Mém. Acad. Malgache* 12 : 1-292, 10 pl.

PINGEN, M. & COLLINSON, M. E. Y., 1991. — *Miocene seeds of Melastomataceae from Central Europe, with a review of the fossil history of the family.* First Intern. Melastom. Symposium, Washington.

RAO, T. A. & JACQUES-FÉLIX, H., 1978. — Les types de sclérites foliaires et la classifiation des *Memecylon* africains. *Adansonia*, sér. 2, 18 (1) : 59-66.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 539-673.

RENNER, S. S., 1984*a*. — *Pollination and breeding systems in some Central Amazonian Melastomataceae.* VIème Symp. Intern. Pollin., 1983. Colloq. I.N.R.A. n°21.

RENNER, S. S., 1984*b*. — *Phänologie, Blütenbiologie und Rekombinationstemeiniger Zentralamazonischer Melastomataceen.* Doctoral dissert. Univ. Hamburg.

RENNER, S. S., 1991. — Melastome literature (partial report from S. RENNER's database, Nov. 91) : environ 550 références.

RENNER, S. S., 1993. — Phylogeny and classification of the *Melastomataceae* and *Memecylaceae*. *Nordic J. Bot.* 13 : 514-540.

SALARD-CHEBOLDAEFF, M., 1978. — Sur la palynologie maestrichtienne et tertiaire du bassin sédimentaire littoral du Cameroun. *Pollen et Spores* 20 (2) : 215-260.

SCHNELL, R., 1976 et 1977. — La Flore et la végétation de l'Afrique Tropicale, *in Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux*. Vol. 3 & 4.

SERINGE, M. N. C., 1828. — Mémoire sur la famille des Mélastomacées. *Mém. Soc. Phys. Hist. Genève* 4 : 337-364.

TEIXEIRA, J. B., 1962. — *Le naturaliste Joaquim José da Silva et les itinéraires des expéditions qu'il a effectuées en Angola, de 1783 à 1804*. Junta Invest. ultramar. Compt. Rend. IVe Réunion A.E.T.F.A.T., Lisbonne 1961.

TIEGHEM, P. E. L. VAN, 1891*a*. — Classification anatomique des Mélastomacées. *Bull. Soc. Bot. France* 38 : 114-124.

TIEGHEM, P. E. L. VAN, 1891*b* — Sur la structure et les affinités des Mémécylées. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 7 (13) : 23-92.

TRIANA, J. J., 1871 (publ. 1872). — Les Mélastomacées. *Trans. Linn. Soc. London* 28 : 1-188, 7 pl.

TUCKEY, CAP. J. K., 1818. — *Narrative on an Expedition to Explore the River Zaïre usually called the Congo (...) to which is added the Journal of Prof. Smith.*

VLIET, G. J. C. M. VAN, 1981. — Wood anatomy of the palaeotropical *Melastomataceae*. *Blumea* 27 : 395-462.

VLIET, G. J. C. M. VAN, KOEK-NOORMAN, J. & WELLE, B. J. H. TER, 1981. — Classification and Phylogeny of the *Melastomataceae*. *Blumea* 27 : 463-473.

VLIET, G. J. C. M. VAN & BAAS, P., 1984 (publ. 1985). — Wood anatomy and Classification of the Myrtales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71 : 783-800.

WALTHER, VON K., 1965. — *Afrikanische Pflanzen in Hamburg, Hamburger Botaniker in Africa*. Sonder. Mitteil..Geogr. Gesell. Hamburg, B. 56.

WHIFFIN, T. & TOMB, A. S., 1972. — The Systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited *Melastomataceae*. *Amer. J. Bot.* 59 : 411-422.

WHITE, F., 1983. — *The Vegetation of Africa, Maps and Memoir*. 56 p. UNESCO AETFAT.

WICKENS, G.E., 1975. — *Melastomataceae, in Fl. Trop. E. Africa* : 95 p.

WILSON, C. L., 1950. — Vasculation of the stamens in the *Melastomataceae*, with some phyletics implications. *Amer. J. Bot.* 37 : 431-444.

WURDACK, J. J., 1986. — Atlas of Hairs for Neotropical *Melastomataceae*. *Smithsonian Contr. Bot.* 63 : 80 p.

ZIEGLER, A., 1925. — Beiträge zur Kenntnis des Androecums und der Sam Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Bot. Arch.* 9 : 398-467.

INDEX DES TAXA CITÉS (synonymes exclus)

Les nouveautés nomenclaturales sont en **caractères gras**

I. Espèces africaines

AMPHIBLEMMA Naud.
ciliatum Cogn., 245
cymosum (Schrad. & Wendl.) Naud., 244, 245
soyauxii Cogn., 242

ANTHEROTOMA (Naud.) Hook. f.
angustifolia (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., 257, 271
clandestina Jac.-Fél., 257, 271, 284
debilis (Sond.) Jac.-Fél., 270, 283, 284
densiflora (Gilg) Jac.-Fél., 257, 271, 284
gracilis (Cogn.) Jac.-Fél., 271, 284
irvingiana (Hook. f.) Jac.-Fél., 270, 284
naudinii Hook. f., 257, 270, 279, 284
phaeotricha (Hochst.) Jac.-Fél., 257, 270, 284
senegambiensis (Guill. & Perr.) Jac.-Fél. 270, 284
tenuis (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., 257, 271, 284
tisserantii (Jac.-Fél.) Jac.-Fél., 257, 271, 284

CAILLIELLA Jac.-Fél.
praerupticola Jac.-Fél., 257, 290

CALVOA Hook. f.
hirsuta Hook. f., 295
orientalis Taub., 245, 255, 295
sinuata Hook. f., 295
trochainii Jac.-Fél., 295

CHAETOLEPIS (DC.) Miq.
gentianoides (Naud.) Jac.-Fél., 241, 272, 275

CINCINNOBOTRYS Gilg
acaulis (Cogn.) Gilg, 294, 295
felicis (A. Chev.) Jac.-Fél., 294, 295, 303
letouzeyi Jac.-Fél., 294, 295, 303
oreophila Gilg, 294
pulchella (Brenan) Jac.-Fél., 294
ranarum Pocs, 294
speciosa (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., 254, 294

DICELLANDRA Hook. f.
descoingsii Jac.-Fél., 256

DICHAETANTHERA Endl.
africana (Hook. f.) Jac.-Fél., 292, 293
corymbosa (Cogn.) Jac.-Fél., 259, 293
echinulata (Hook. f.) Jac.-Fél., 242, 293
erici-rosenii (R. E. Fries) A. & R. Fern., 293
rhodesiensis A. & R. Fern., 293
schuilingiana Duvign. & Plancke, 293
verdcourtii A. & R. Fern., 293

DINOPHORA Benth.
spenneroides Benth., 240, 278

DIONYCHASTRUM A. & R. Fern.
schliebenii A. & R. Fern., 259, 293

DISSOTIS Benth.
subg. Dissotis
barteri Hook. f., 293, 303
chevalieri Gilg, 258
elegans (Rob. & Lawal.) A. & R. Fern., 261, 269
glaberrima A. & R. Fern., 245, 259, 262
grandiflora Benth., 239, 240, 269
lebrunii (Rob. & Lawal.) A. & R. Fern., 269
pauciflora (Bak.) Jac.-Fél., 259, 269, 271, 279
princeps (Kunth) Triana, 238, 239
splendens A. Chev. & Jac.-Fél., 293, 303
thollonii Cogn., 242, 259, 262, 267
trothae Gilg, 252, 304
welwitschii Cogn., 249
subg. Dissotidendron, 257
melleri Hook. f. var. greenwayi (A. & R. Fern.) A. & R. Fern., 257
subg. Dupineta, 259, 284, 285
brazzae Cogn., 242, 251, 259, 285
hensii Cogn., 242, 259, 285
loandensis Excell, 285
multiflora (Smith) Triana, 258, 285
pauwelsii Jac.-Fél., 285
tubulosa (Smith) Triana, 256, 285
subg. Paleodissotis, 298
leonensis Hutch. & Dalz., 243, 250, 303

FELICIADAMIA Bullock
stenocarpa (Jac.-Fél.) Bullock, 263, 294

GUYONIA Naud.
ciliata Hook. f., 275
tenella Naud., 240, 275

HETEROTIS Benth.
subg. Heterotis, 286
antennina (Sm.) Benth., 259, 286
arenaria Jac.-Fél., 286

buettneriana (Cogn. ex Buett.) Jac.-Fél., 242
cinerascens (Hutch.) Jac.-Fél., 258, 259, 286
decumbens (P. Beauv.) Jac.-Fél., 238, 286
entii (J. Hall) Jac.-Fél., 286
glandulosa (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., 286, 287
jacquesii (A. Chev.) Aké Assi, 286, 287
pobeguinii (Hutch. & Dalz.) Jac.-Fél., 286
prostata (Thonn.) Benth., 239, 280, 286
pygmaea (A. Chev. & Jac.-Fél.) Jac.-Fél., 286
rotundifolia (Sm.) Jac.-Fél., 255, 259, 286
rupicola (Gilg ex Engl.) Jac.-Fél., 286
seretii (de Wild.) Jac.-Fél., 286, 287
var. gracilifolia Wickens, 287
sylvestris (Jac.-Fél.) Jac.-Fél., 272, 286
subg. Argyrella, 259, 288
amplexicaulis (Jac.-Fél.) Aké Assi, 289
angolensis (Cogn.) Jac.-Fél., 288, 289
var. bambutorum (Gilg & Lederm. ex Engl.) Jac.-Fél., 288, 289
canescens (E. Mey. ex Graham) Jac.-Fél., 259
linearis (Jac.-Fél.) Jac.-Fél., 259, 289
sessilis (Hutch. ex Bren. & Keay) Jac.-Fél., 289

LEANDRA Raddi
quinquenervia (DC.) Cogn., 276

LIJNDENIA Zool. & Moritzi
barteri (Hook. f.) Bremer, 266, 280

MEDINILLA Gaudich.
mirabilis (Gilg) Jac.-Fél., 262, 278

MELASTOMASTRUM Naud.
afzelii (Hook. f.) A. & R. Fern., 290
autranianum (Cogn.) A. & R. Fern., 290
capitatum (Vahl) A. & R. Fern., 238, 290
cornifolium (Benth.) Jac.-Fél., 238, 290
segregatum (Benth.) A. & R. Fern., 245, 290
theifolium (G. Don) A. & R. Fern., 290

MEMECYLON L.
normandii Jac.-Fél., 251, 263
polyanthemos Hook. f., 263

OCHTHOCHARIS Blume, 273, 278, 279

OSBECKIA L.
chinensis L., 257, 261, 267
decandra (Sm.) DC., 257, 268, 271, 283
porteresii Jac.-Fél., 268, 283
praviantha Jac.-Fél., 257, 261, 268, 283
togoensis Leuenberger, 249, 257, 283

PSEUDOSBECKIA A. & R. Fern.
swynnertonii A & R. Fern., 257, 293

SPATHANDRA Guill. & Perr.
blakeoides (G. Don) Jac.-Fél., 248, 282

TRISTEMMA Juss.
akeassii Jac.-Fél., 292
albiflorum (G. Don) Benth., 239, 292
camerunense Jac.-Fél., 292
coronatum Benth., 239, 292
demeusei de Wild., 292
hirtum P. Beauv., 238, 239, 276, 292
involucratum Benth., 239, 292
leiocalyx Cogn., 292
littorale Benth., 251, 292
mauritianum J. F. Gmel., 238, 253, 279, 292
oreophilum Gilg, 292
oreothamnos Mildbr., 292
rubens A. & R. Fern., 292
schliebenii Markgraf, 292
vestitum Jac.-Fél., 292

WARNECKEA Gilg
fascicularis (Planch. ex Benth.) Jac.-Fél., 281
sansibarica (Taub.) Jac.-Fél., 281, 303

II. Espèces allogènes, naturalisées ou adventices

BELLUCIA Neck. ex Raf.
axinanthera Triana, 276

CLIDEMIA D. Don
hirta (L.) D. Don, 276

HETEROCENTRON Hook. & Arn.
subtriplinervium (L. & O.) A. Braun & Bouché, 276

LEANDRA Raddi
quinquenervia (DC.) Cogn., 276

TIBOUCHINA Aubl.,
viminea (D. Don) Cogn., 276

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 313-319.

Notes taxonomiques à propos du genre *Ximenia* L. (*Olacaceae*)

B. Bentouil, J.-M. Hubac & J. Jérémie

Résumé : A la suite d'une étude biosystématique du genre *Ximenia* L., un nouveau statut est établi pour *X. parviflora* var. *glauca* endémique de Basse Californie Sud (Mexique), et une espèce de Madagascar, *X. perrieri*, est réhabilitée.

Summary : Following a biosystematic study of *Ximenia* L., a new rank is established for *X. parviflora* var. *glauca* which is endemic to Baja California Sur (Mexico), and a malagasy species, *X. perrieri* is rehabilitated.

Boualem Bentouil et Jean-Marie Hubac, Laboratoire de Biologie Végétale Appliquée, Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.
Joël Jérémie, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Une étude biosystématique du genre *Ximenia* L. effectuée par Bentouil (1993), faisant appel à des observations macro- et micromorphologiques, cytogénétiques, phytochimiques et biogéographiques, a permis de mieux définir les caractères taxonomiques importants pour ce genre et la délimitation de certains taxons. Chez l'un d'entre eux, *Ximenia parviflora* Benth., endémique du Mexique, scindé en deux variétés par DeFilipps (1969) en raison de la forme et de l'aspect des feuilles, plusieurs autres caractères distinctifs nous sont apparus déterminants et nous conduisent à proposer la séparation de ce taxon en 2 espèces bien distinctes. De même, les caractères morphologiques du *Ximenia perrieri* Cavaco & Keraudren, espèce trouvée dans des milieux xériques de Madagascar, apparaissent nettement différents de ceux du *Ximenia caffra* var. *natalensis* avec lequel il a été mis en synonymie par DeFilipps, ce qui nous autorise à proposer sa réhabilitation.

I. UN NOUVEAU STATUT POUR *XIMENIA PARVIFLORA* VAR. *GLAUCA*

L'étude de plusieurs spécimens rattachés par DeFilipps aux 2 variétés de *Ximenia parviflora* (var. *parviflora* et var. *glauca*) a permis de mettre en évidence, pour ces 2 taxons, divers caractères distinctifs qui n'ont pas été pris en considération auparavant (Tableau 1). Ces différences nous ont paru suffisamment importantes pour justifier l'élévation de la variété *glauca* au rang d'espèce.

TABLEAU 1 : Principales différences entre les taxons « *parviflora* » et « *glauca* »

« *parviflora* »	« *glauca* »
Tiges et feuilles non glauques	Tiges et feuilles glauques
Feuilles elliptiques, oblongues ou spatulées (1,7-3,2 cm de long)	Feuilles obovales à orbiculées (1,1-2,3 cm de long)
Stomates hémiparacytiques	Stomates paracytiques
longueur moyenne = 33,6 µm	longueur moyenne = 29,6 µm
largeur moyenne = 24,4 µm	largeur moyenne = 21,5 µm
Inflorescences en cymes	Inflorescences fasciculées
Etamines des fleurs ♀ réduites à des staminodes	Etamines des fleurs ♀ bien développées, mais stériles
Distribution : Sierra Madre occidentale	Distribution : Basse Californie Sud
Habitat : montagne humide	Habitat : désert aride

Ximenia glauca (DeFilipps) Bentouil, *stat. nov.*

— *Ximenia parviflora* BENTH. var. *glauca* DEFILIPPS, Trans. Illinois State Acad. Sci. 62 (4) : 350-355 (1969).

TYPE : *Carter & Reese 4534*, Mexico, Baja California Sur, Sierra de la Giganta, W Llanos de San Juan, alt. 120-200 m, 31.V.1963 (holo-, UC! ; iso-, SIU!).

Arbuste glauque, glabre ou pubérulent, de 1,5-2,5 m de hauteur. Epines longues de 1-2 cm. Feuilles de 1-2,3 × 0,7-1 cm, obovales ou orbiculaires, rétuses ou obtuses au sommet avec ou sans mucron (0,4 mm de long) ; pétioles longs de 2,3-4,1 mm. Inflorescences 2-3-flores, fasciculées, à pédoncules longs d'env. 2 mm, ou fleurs solitaires. Pédicelles des fleurs solitaires longs de 3,5-7,5 mm avec, à la base, 2-3 bractéoles de 0,5-2 mm. Fleurs fonctionnellement unisexuées ; sépales longs de 3,5 mm, avec des cils épars ; 4 pétales rouges, longs de 4-6 mm, velus intérieurement à 1-2 mm de l'apex ; 8 étamines à filets longs de 1,8-3 mm et anthères de 1,8-2,8 mm ; ovaire des fleurs fonctionnellement femelles long de 2,2-3,4 mm à style de 1-1,5 mm ; ovaire des fleurs fonctionnellement mâles long de 2-2,4 mm, dépourvu de style. Drupes rougeâtres, subglobuleuses, de 1,5 cm de long et 1,3 cm de diamètre ; graines subglobuleuses, de 1,3 × 1,1 cm.

Le *Ximenia glauca* est communément glabre ; la pubescence, lorsqu'elle est présente, est usuellement limitée aux tiges et aux feuilles. Cependant le spécimen *Johnston 3718* est densément pubescent au niveau de la tige, de la feuille, du pétiole, du pédicelle et du calice. Selon DEFILIPPS (1969) ceci suggère l'existence d'une relation avec *X. pubescens* Standl., bien que chez cette dernière espèce la surface externe du pétale soit aussi pubescente.

L'examen du spécimen *Johnston 3718* nous a montré que, mis à part la pubescence, il est parfaitement comparable au type de *Ximenia glauca* (*Carter & Reese 4534*). BENTOUIL (1993) a noté également l'existence de quelques caractères macromorphologiques communs à *X. pubescens* et *X. glauca* mais, sur la base de différences nettes au niveau de l'appareil reproducteur, il exclut l'existence d'une étroite relation phylogénétique entre ces 2 taxons.

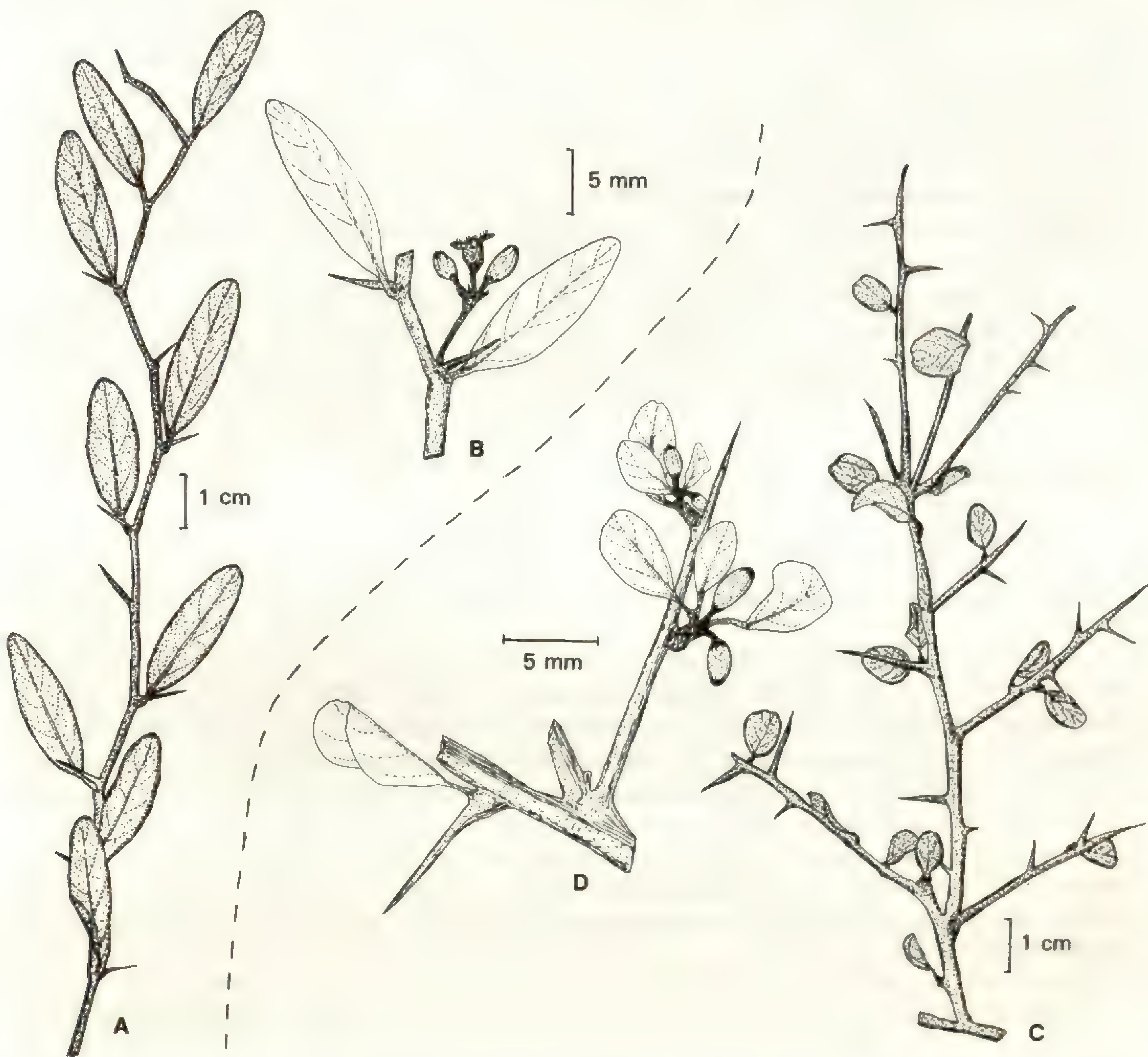


Fig. 1. — **Ximenia parviflora** : **A**, rameau stérile ; **B**, inflorescence. — **X. glauca** : **C**, rameau stérile ; **D**, rameau fleuri. (A, B, *Hubac 9151* ; C, D, *Hubac 9161*).

Matériel étudié. — Mexico : Baja California Sur, Sierra de la Giganta : *Carter 4469*, Cerros de Naucajoa, alt. ca. 525 m, 24.XI.1962 (UC) ; *Carter & Ferris 3973*, Région de Gua, N-W Loreto, alt. ca. 250 m, 26.III.1960 (UC) ; *Carter & Ferris 4702*, S Punta San Basilio, alt. ca. 5 m, 2.X.1964 (UC) ; *Carter & Reese 4532*, Cuesta de Naucajoa, alt. ca. 500 m, 31.V.1963 (UC) ; *Carter & Reese 4534*, type ; *Carter & Reese 4535*, W Llanos de San Juan, alt. 120-200 m, 31.V.1963 (UC) ; *Hubac 9161*, Région de Gua, N Loreto, alt. ca. 110 m, 15.VI.1990 (P) ; *Johnston 3718*, San Nicholas Bay, 6.V.1921 (UC).

Répartition géographique et écologie. — *Ximenia glauca* est endémique de la Basse Californie Sud (Mexique) et limité au flanc Nord-Est de la Sierra de la Giganta (individus essentiellement glabres) et à la région côtière adjacente au Golfe de Californie (individus densément pubescents). Cette espèce est remarquable par son aire géographique extrêmement réduite et la présence de caractères morphologiques inexistants chez les autres *Ximenia* mexicains. Elle vit dans des conditions d'aridité extrêmes au sein d'une végétation xérophytique caractérisée par des espèces de *Bursera* et de *Jatropha*, avec entre autres : *Bursera microphylla* A. Gray, *B. hindsiana* Engl., *Jatropha cinerea* Muell., *Fouquieria splendens* Engelm., *Opuntia cholla* Weber et *Pachycereus pringlei* Britton & Rose.

X. glauca est probablement le *Ximenia* le plus isolé et le plus rare ; il est bien adapté aux conditions climatiques de la Sierra de la Giganta où les pluies sont très peu fréquentes, aléatoires, et peuvent même faire défaut pendant plusieurs années consécutives.

Ximenia parviflora Benth.

Plantas Hartwegianas imprimis Mexicanas 28 : 7 (1830).

Type : *Hartweg 28*, Mexique (holo-, K ; iso-, P!, B, BM, GH, LD).

Ximenia parviflora Benth., endémique du Mexique, est très répandu dans la Sierra Madre occidentale ; il a été signalé dans les états suivants : Chiapas, Guanajuato, Hidalgo, Jalisno, Michoacan, Nayarit, San Luis Potosi et Sinaloa. Les informations relevées sur les spécimens d'herbier montrent que cette espèce est présente dans les forêts mixtes de pins et de chênes, sur les collines calcaires et les crêtes montagneuses à (1500-)2000-2400 m d'altitude. Les spécimens récoltés par J.-M. Hubac au mois de juin 1990 proviennent d'individus clairsemés vivant sur sols siliceux d'origine volcanique, près de Guadalajara (Jalisco), à environ 1550 m d'altitude, associés à des *Gramineae*. La floraison a lieu de février à mai ; les fruits sont mûrs de juin à août. *X. parviflora* est une espèce buissonnante, sub-ligneuse, de petite taille (0,3-0,5 m) et peu productive de fruits.

Matériel étudié. — Mexique : *Arsene 2447*, Etat de Michoacan, Morelia, Cerro tejocote, alt. ca. 1900 m, 11.IV.1929 ; *Diguet 53*, Etat de Jalisco, Barranca du Rio Santiago, IV.1912 ; *Hartweg 28*, Guanajuato, Hacienda d'Atotonilquilla près de Leon, type ; *Hubac 9151*, Etat de Jalisco, NE de Guadalajara, alt. ca. 1550 m, 5.VI.1991 ; *Labat 53*, Etat du Michoacan, Municipio Churintzio, Las Pomas Zimeparo, alt. ca. 2180 m, 4.VIII.1984 ; *Linden s.n.*, Etat de Chiapas, collines arides de Comitan ; *Pringle 3729*, Etat de Jalisco, Guadalajara, collines rocheuses, 26.IV.1891. — Tous P.

II. RÉHABILITATION DU *XIMENIA PERRIERI* Cavaco & Keraudren

Ximenia perrieri a été décrit par Cavaco & Keraudren (1955*a*, *b*) d'après 3 spécimens provenant du Sud-Ouest de Madagascar. Ces auteurs ont noté que cette espèce, de même que *X. madagascariensis* Cavaco & Keraudren, était fonctionnellement unisexuée, les fleurs mâles étant pourvues d'un ovaire rudimentaire.

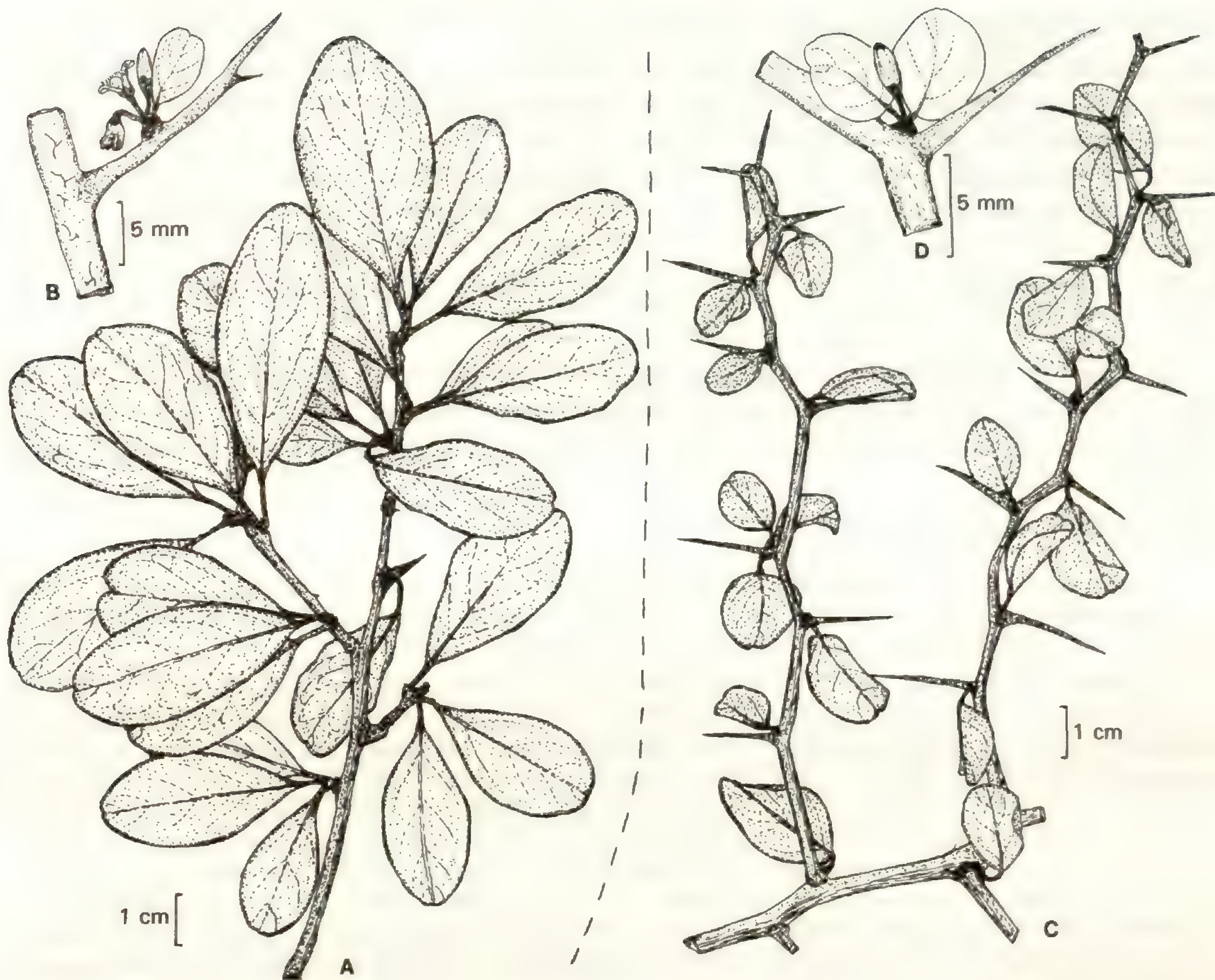


Fig. 2. — **Ximenia caffra** var. **natalensis** : **A**, rameau stérile ; **B**, inflorescence. — **X. perrieri** : **C**, rameau stérile ; **D**, inflorescence. (A, B, *Capuron 28627* ; C, D, *Chauvet 134*).

DeFilipps (1968) a estimé que les spécimens rattachés à *X. perrieri* par Cavaco & Keraudren étaient en réalité des échantillons d'individus mâles de *X. caffra* Sond. var. *natalensis* Sond., taxons d'Afrique et de Madagascar, et les a mis dans la synonymie de cette variété.

L'examen du matériel malgache rattaché au genre *Ximenia* conservé dans l'Herbier du Muséum de Paris a permis de mettre en évidence plusieurs caractères différentiels, de nature spécifique, justifiant la reconnaissance de 2 taxons, *X. caffra* var. *natalensis* et *X. perrieri* (Tableau 2).

TABLEAU 2 : Principales différences entre *X. caffra* var. *natalensis* et *X. perrieri*

X. caffra var. *natalensis*	*X. perrieri*
Ramification monopodiale	Ramification sympodiale monochasiale
Rameaux inermes ou faiblement épineux	Rameaux fortement épineux
Rameaux et feuilles pubescentes	Rameaux et feuilles glabres
Feuilles généralement elliptiques	Feuilles généralement sub-orbiculaires
Feuilles de 2,4-7,3 × 1,1-2,4 cm	Feuilles de 0,8-2,7 × 0,8-1,6 cm
Inflorescences fasciculées	Inflorescences : fleur solitaire

De plus, *X. perrieri* est localisé dans le quart Sud-Ouest de Madagascar, région aride caractérisée par une végétation xérophytique, alors que *X. caffra* var. *natalensis* vit essentiellement dans le versant Est de l'île, caractérisé par un climat beaucoup plus humide.

MATÉRIEL MALGACHE ÉTUDIÉ :

— ***Ximenia caffra*** var. ***natalensis*** : *Capuron 18391-SF,* Centre, route de Tananarive à Moramanga, vallée du Mangoro, 5.XI.1957 ; *28335-SF,* Est (Sud), Vinanibe, près de Fort Dauphin, 9.IX.1968 ; *28627-SF, 28628-SF,* Est (Sud), W Fort Dauphin, 7.XII.1968. — Tous P.

— ***Ximenia perrieri*** : *Bosser 10322,* Sud, lac Anony, oct. 1956 ; *Capuron 6936-SF,* E de Tuléar, avr. 1953 ; *18655-SF,* Sud-Ouest, E Bevovoha, 2.VII.1958 ; *20704quater-SF,* Ouest (confins Sud-Ouest), haut bassin de la Sakoa (route Betioky-Bekily), 14.I.1962 ; *22282-SF,* Sud-Ouest, au PK 45, route de Tuléar à Sakaraha, 12.XII.1962 ; *27936-SF,* Sud (Ouest), *ibid.*, 8-12.XI.1967 ; *28277bis-SF,* Centre, à l'Ouest de Ranohira, 16.IX.1968 ; *28549-SF, 28550-SF,* Sud : Cap Ste. Marie et environs Nord du Cap, 17.XII.1968 ; *Chauvet 134,* Tuléar, PK 35, route de Tananarive, 26.X.1961 ; *Decary 16101,* entre Anakao et Betioky, 25.X.1940, type ; *Humbert 20206,* vallée de l'Onilahy près de Tongobory, à Ranomay, alt. 80-200 m, 6-8.II.1947 ; *Humbert & Perrier de la Bâthie 2567,* env. de Tuléar, 10-200 m, 14-26.IX.1924 ; *Keraudren-Aymonin & Aymonin 24758,* Sud, bush entre Ampanihy et Ambovombe, 17.X.1970 ; *Leandri & Ratoto Jean de Dieu,* env. de Tuléar, alt. 0-200 m, 6.XI.1960 ; *Perrier de la Bâthie 19030,* Manampetra, avr. 1933. — Tous P.

REMERCIEMENTS : La mission de J.-M. HUBAC au Mexique a été effectuée dans le cadre des Grandes Missions du Muséum. Nous remercions le Professeur J. RZEDOWSKI, Directeur du Centro Regional del Bajio à Patzcuaro ; Messieurs R. RAMIREZ DELGADILLO et A. RODRIGUEZ CARTRERAS de l'Universidad de Guadalajara qui ont facilité la récolte du *Ximenia parviflora* ; le Dr. A. ORTEGA pour son accueil chaleureux au Centro d'Investigaciones Biologicas de La Paz ainsi que José Léon de la LUZ et J. CANCINO qui nous ont aidés pour la récolte du *Ximenia glauca.* Nous tenons également à remercier les responsables des herbiers de MEXU, P et UC qui nous ont autorisé à consulter leurs collections et fait parvenir du matériel en prêt.

BIBLIOGRAPHIE

BENTOUIL, B, 1993. — *Le Ximenia L. (Olacaceae) un genre unique dans le règne végétal. Approche biosystématique, cytogénétique, phytochimique et biogéographique. Les espèces à protéger.* Thèse de Doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle, 255 p., Paris.

CAVACO, A. & KERAUDREN, M., 1955*a*. — Sur les *Ximenia* (*Olacaceae*) de Madagascar. Une espèce nouvelle d'*Olax*. *Bull. Soc. Bot. France* 102 : 117-119.

CAVACO, A. & KERAUDREN, M., 1955*b*. — Olacacées. *Flore de Madagascar et des Comores*, 59e fam., Paris.

DEFILIPPS, R., 1969. — New taxa in *Ximenia* (*Olacaceae*). *Trans. Ill. Acad. Sci.* 62 (4) : 350-355.

DEFILIPPS, R., 1970. — A taxonomic study of *Ximenia caffra* Sonder (*Olacaceae*). *Bol. Soc. Brot.*, sér. 2a, 44 : 67-69.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 321-323.

Novitates gabonenses 22.
Tapura arachnoidea (*Dichapetalaceae*) a new species from Gabon

F.J. BRETELER

Summary : *Tapura arachnoidea*, a new species from Gabon, is described and illustrated. Of the 7 African species of this genus 6 occur in Gabon which stresses once again its importance as a centre of biodiversity. The *Tapura sp.* of the Flore du Gabon has been identified.

Résumé : *Tapura arachnoidea*, une espèce nouvelle du Gabon, est décrite et illustrée. Des 7 espèces africaines du genre, 6 sont présentes au Gabon, ce qui accentue son importance comme centre de biodiversité. Le *Tapura sp.* de la Flore du Gabon a été identifié.

F. J. Breteler, Herbarium Vadense, Postbus 8010, 6700 ED Wageningen, Nederland.

The Lastoursville region of Gabon, though relatively well explored by LE TESTU (BRETELER, 1990), has nevertheless yielded a new species of *Tapura* recently collected for the first time. The botanical inventory of this country is thus far from complete, and its importance in terms of biodiversity can only be properly understood after much more exploratory work.

Tapura arachnoidea Breteler, *sp. nov.* — Fig. 1.

Tapura neglecta N. Hallé & Heine *affinis, sed praesertim differt foliis majoribus nervis lateralibus instructis, floribus majoribus circulo pilorum in tubo ornatis et staminodio annuliformi cupulatoque ad infimum pistilli munitis.*

TYPE : *Breteler, Jongkind & Wieringa 11165*, Gabon, ca. 30 km E. of Lastoursville, ca. 0°40'S, 13°00'E, 29.IV.1992, fl., fr. (holo-, WAG ; iso-, BR, C, COI, EA, HBG, K, LBV, MA, MO, P).

Shrub or treelet up to 2.5 m tall. Branchlets subappressed-greyish-short-hairy ; branches hairy as branchlets glabrescent with age. Stipules narrowly triangular, 1-4 mm long, hairy as branchlets. Petiole subterete, grooved to canaliculate above, (3-)4-10(-15) mm long, hairy as branchlets ; blade papery to thinly coriaceous, oblong-elliptic to obovate, (12-)14-20(-22) × (3-)4-8(-10) cm, 2-4.5 times as long as wide, cuneate to rounded at base, gradually to abruptly acuminate at apex, the acumen acute to obtuse, (0.5-)1-2.5(-3) cm long, glabrous above, the midrib slightly impressed, arachnoid beneath, the margin, the midrib and the (8-)9-10(-11) pairs of main laterals subappressed-grey-hairy, glabrescent with age, the arachnoid indumentum disappearing first, glands beneath only, small ($\leq$ 0.3 mm diam.), crateriform, more or less in 2 rows, one at each side of the midrib, at sub-equal distance between margin and midrib or closer to the margin.



Fig. 1. — **Tapura arachnoidea** Breteler : **1**, flowering branchlet × ½ ; **2**, detail of leaf indumentum beneath × 4 ; **3**, as 2 × 20 ; **4**, top of branchlet with inflorescence × 2 (l = reduced leaf ; b = terminal bud ; s = stipule) ; **5**, flower × 4 ; **6**, staminal tube inside × 4 ; **7**, as 6, without indumentum × 4 ; **8**, pistil × 4 ; **9**, fruit × 1. (*Breteler et al. 11165*). — Drawing by HANS DE VRIES.

Inflorescence a subsessile to very shortly stalked, indistinctly branched, axillary, subglobose head, at the end of the leafy shoot, seemingly terminal, up to ca. 20-flowered, hairy as branchlets ; peduncle up to 3 mm long, more or less adnate to the petiole of the supporting leaf which may have a strongly reduced blade (see Fig. 1, *4*) ; bracts and bracteoles narrowly triangular to oblong, 1-2 mm long. Flowers 7-8 mm long, pedicel subappressed-short-hairy, 1-2 mm long, jointed, the upper part 0-0.5 mm long. Sepals subequal in length, erect, firmly appressed, thick, cucculate, elliptic-oblong in outline, 5-6 × 3-4 mm, arachnoid outside, glabrous inside. Petals 5, with the 5 stamens united into a ca. 4 mm long cylindrical tube, apical parts free, ca. 3 mm long, tube sparsely short-hairy outside, inside with a distinct ring of tomentose hairs above the ovary, the free parts glabrous except for the apex inside of the sterile stamens ; large petals 2, bicucculate apically, the 3 narrow petals with a sublanceolate entire apical part. Stamens 3 fertile, 2 without anther, the fertile ones very slightly shorter than the large petals, the two lateral ones at one side (proximal to narrow petals) provided with a small, hairy filiform lobe, anthers ca. 1 mm long, with a distinct connective, sterile stamens narrowly triangular to filiform apically. Basal staminodes united into a cup-shaped glabrous disc, 0.5-1 mm high, with entire or lobulate margin. Pistil 3-merous, as long as the stamens ; ovary 3-locular, velutinous, style completely subappressed-hairy, apically " attached " to the hairy apices of the sterile stamens ; lobes 3, ≤ 0.5 mm long, glabrous.

Fruit ellipsoid in outline, 1-3-seeded, lobed when more than 1-seeded, 1.8-2.2 × 1.4-1.7 cm, shortly velutinous ; mesocarp 1-2 mm thick ; endocarp firmly pergamentaceous, slightly rugose outside, smooth, glossy and glabrous inside. Seed ellipsoid, ca. 17 × 13 mm, testa brown, glossy.

HABITAT. — Rain forest.

SPECIMENS EXAMINED. — GABON : ca. 30 km E. of Lastoursville (fl., fr. April), *Breteler, Jongkind & Wieringa 11165* (BR, C, COI, EA, HBG, K, LBV, MA, MO, P, WAG), type ; *ibid., 11188* (BR, K, LBV, MA, MO, P, WAG).

Tapura arachnoidea is most closely related to *T. neglecta* N. Hallé & Heine from which it differs by its larger leaves with more lateral nerves and a distinct arachnoid indumentum beneath, its larger flowers with firmly appressed cucculate arachnoid sepals, its flower tube with a distinct hairy ring inside, and by an annular glabrous disc.

The *Tapura sp.* of the *Dichapetalaceae* in the Flore du Gabon (BRETELER, 1991 : 214) has been identified as belonging to *Thecacoris leptobotrya* (Müll. Arg.) Brenan of the *Euphorbiaceae*. With a minor change the key to the *Tapura* species in this Flora (p.196) can now be adapted to accommodate *Tapura arachnoidea* by changing the first 3 lines of the key as follows :

1. Pédoncule de l'inflorescence non ou à peine soudé au pétiole ou l'inflorescence sessile ou subsessile à l'aisselle de la feuille.
   2. Feuilles avec (8-)9-10(-11) paires de nervures latérales .... *Tapura arachnoidea*

REFERENCES

BRETELER, F. J., 1990. — Gabon's evergreen forest : the present status and its future. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 23a : 219-224.

BRETELER, F. J., 1991. — *Dichapetalaceae. Flore du Gabon* 32 : 1-221.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 325-330.

Caractères morphologiques et chimiques des graines de *Melaleuca quinquenervia* S.T. Blake (*Myrtaceae*) de Madagascar

J. Viano, P.A.R. Ramanoelina, J.P. Bianchini & E.M. Gaydou

Résumé : Les graines de quatre chémotypes de *Melaleuca quinquenervia* en provenance de Madagascar ont été étudiées sur le plan morphologique et chimique. Des investigations au M.E.B. ont précisé les caractères morphologiques, notamment l'ornementation du test. Sur le plan chimique, les recherches ont concerné la teneur en lipides et la composition en acides gras. L'ensemble des résultats n'a pas révélé de différences significatives à valeur diagnostique entre les quatre chémotypes établis à partir de la composition chimique des huiles essentielles.

Summary : Seeds of *Melaleuca quinquenervia* from Madagascar were analysed for their morphological and chemical characteristics. Investigations with S.E.M. precised morphological structures in particular for seed-coat ornamentation. Lipids and fatty acid compositions were also determined. These different results were discussed in relation to the four chemotypes already proposed following the chemical composition of these essential oils.

Josy Viano et E. M. Gaydou, Laboratoire de Phytochimie, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, Avenue Escadrille Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex 20, France.
P. A. R. Ramanoelina et J. P. Bianchini, Département IAA, ESSA, Université d'Antananarivo, BP 175, 101 Antananarivo, Madagascar.

Compte-tenu de l'intérêt représenté par l'extraction de l'huile essentielle des feuilles de *Melaleuca quinquenervia* S.T. Blake, communément appelé « Niaouli », il nous a paru utile d'étudier la fraction lipidique des graines qui pourrait constituer un sous-produit valorisable.

Cette étude chimique nous a amené à préciser la définition des caractères morphologiques de ces graines (forme générale, dimensions, ornementation du test). L'analyse de ces critères taxonomiques a été réalisée notamment par des investigations au M.E.B. L'existence de 4 chémotypes révélée par nos recherches antérieures sur les huiles essentielles (Ramanoelina et al., 1992) justifiait l'approfondissement de nos recherches dans le domaine de la Taxonomie.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Caractères morphologiques

Les graines ont été prélevées sous loupe binoculaire à partir de fruits capsulaires mûrs de plusieurs chémotypes récoltés à Madagascar (Fig.1).



Fig. 1. — Localisation des échantillons étudiés de **Melaleuca quinquenervia** dans l'île de Madagascar.

Ces graines ont ensuite été nettoyées par immersion dans l'alcool, séchées, conservées à l'abri de la pollution atmosphérique, puis collées sur une bande de scotch double face sur des plots (environ 15 graines par plot). Les échantillons ont ensuite été métallisés à l'or rouge pendant 4 minutes.

Les microphotographies ont été réalisées sur un microscope électronique à balayage JEOL — JSM 35 CF du Centre commun de Microscopie électronique de la Faculté de Médecine de Marseille.

Teneur en huiles

Vingt-quatre échantillons de graines appartenant aux quatre chémotypes ont été analysés.

La teneur en huile des graines a été déterminée par extraction au Soxhlet avec de l'hexane suivant la norme NFT 03.905 (Afnor, 1988). Les teneurs en acides gras et insaponifiable ont

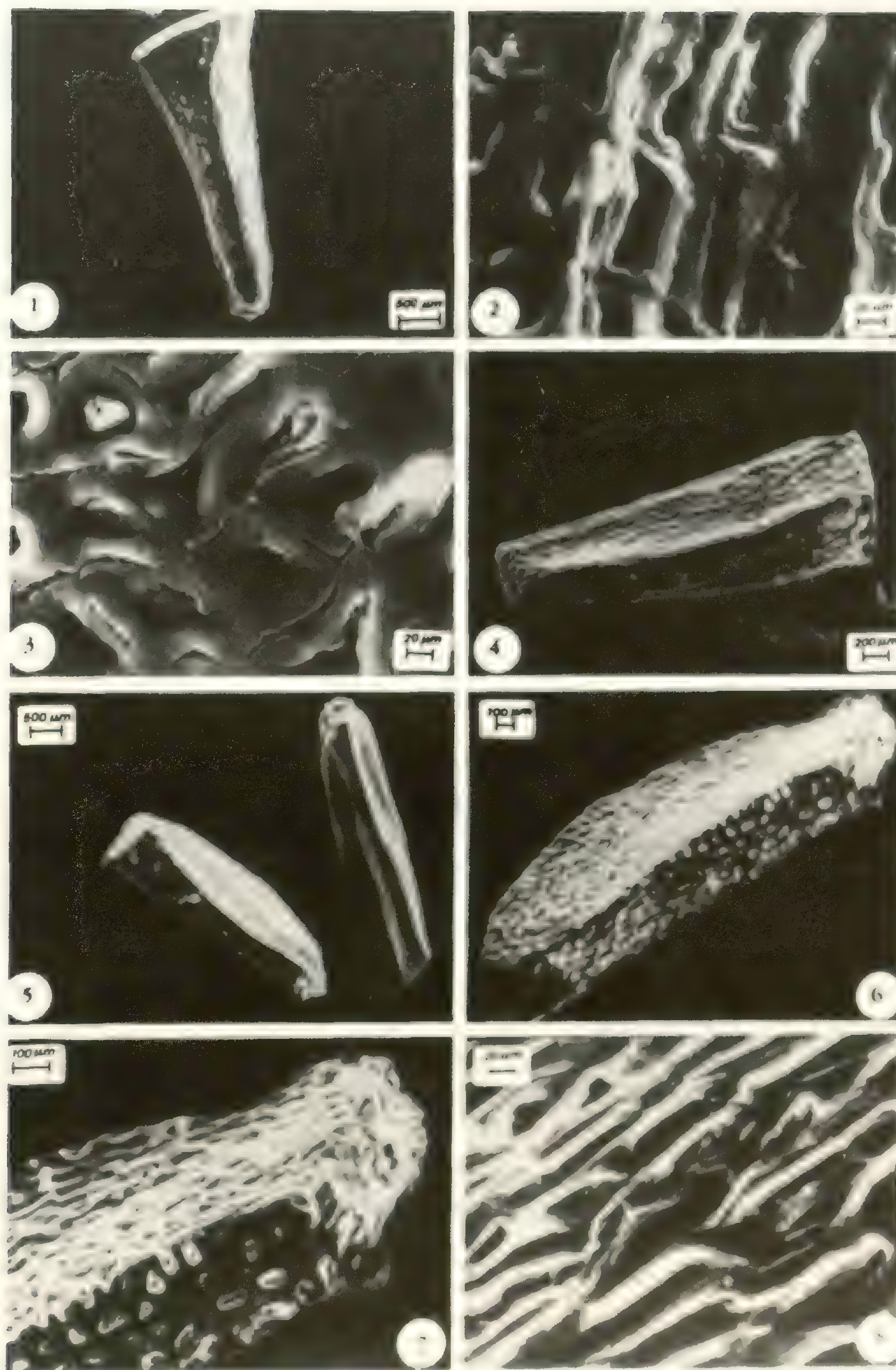


Fig. 2. — Graines de **Melaleuca quinquenervia** : **1**, chémotype I, vue d'ensemble × 66 ; **2**, chémotype I, détail du test de la zone centrale × 1000 ; **3**, chémotype I, détail du plateau × 1000 ; **4**, chémotype II, vue d'ensemble × 94 ; **5**, chémotype III, vue d'ensemble de 2 graines × 46 ; **6**, chémotype IV, vue d'ensemble × 130 ; **7**, chémotype IV, détail de la zone du plateau × 260 ; **8**, chémotype IV, détail de la région moyenne × 1000.

été déterminées suivant la norme NFT 60.205 (Afnor, 1988) : après saponification de l'extrait lipidique, l'insaponifiable est extrait à l'hexane de la solution savonneuse. Les acides gras régénérés par acidification du milieu sont transformés en esters méthyliques suivant la méthode utilisée par notre laboratoire (Viano & Gaydou, 1984). La séparation des esters méthyliques a été réalisée en utilisant un appareil de chromatographie en phase gazeuse Girdel 30 équipé d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne capillaire en silice fondue de 25 m (d.i. 0,32 mm) imprégnée de Carbowax 20M (épaisseur de plan 0,15 µm). Les températures étaient : four 190°C, détecteur et injecteur 220°C. La pression d'helium à l'entrée de la colonne était de 0,6 bar. Pour l'identification des esters méthyliques, des huiles végétales connues ont été utilisées comme références. Les longueurs de chaines équivalentes (LCE) sont en accord avec celles trouvées précédemment (Bianchini et al., 1981).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les graines à embryon droit sont enfermées dans une capsule loculicide. Ce caractère de type de fruit capsulaire permet de définir la sous-famille des *Leptospermoideae* à laquelle appartient le genre *Melaleuca.*

L'ovaire semi-infère formé de trois carpelles concrescents avec le réceptacle est pluriloculaire avec des ovules anatropes à placentation axile. La paroi de l'ovaire est fortement pubescente.

Les graines sont appliquées l'une sur l'autre comme des tuiles se recouvrant partiellement de haut en bas. Il en résulte un certain écrasement qui modifie la forme de la graine. Les graines sont en forme de pyramide tronquée (Fig. 2, *1, 4, 7, 8*). A la base de la pyramide, on observe un plateau à surface plus ou moins plane. La forme de la graine est constante chez les 4 chémotypes examinés.

Les graines sont petites, longues de 1 mm et larges de 0,2 à 0,4 mm. Les faibles variations de dimensions ne peuvent être prises en considération pour établir des critères taxonomiques valables entre les divers chémotypes.

Du point de vue de l'ornementation, le test des graines est à surface lisse, formé d'un réseau de cellules rectangulaires à paroi épaissie avec une partie centrale profondément déprimée (Fig. 2, *2, 3, 5, 6*).

Il serait intéressant de mener une étude similaire au M.E.B. sur d'autres espèces de *Melaleuca*, car à l'heure actuelle, il est difficile d'attribuer une valeur taxonomique à ce type d'ornementation.

Les résultats concernant la teneur en lipides neutres des graines sont rassemblés dans le Tableau 1. On peut noter que celle-ci est faible (1,3-1,6 %) et varie peu d'un chémotype à l'autre. Dans tous les cas, la fraction lipidique obtenue est de couleur marron à fond vert foncé et elle se présente sous une forme concrète à la température ambiante.

La très forte teneur en insaponifiable (50-53 %) constitue un point remarquable de ces lipides. En effet, les extraits lipidiques de graines à usage alimentaire ont une teneur en insaponifiable qui est comprise entre 1 et 3 % maximum.

Les différents acides gras de la fraction triglycéridique ont été séparés et dosés sous forme d'esters méthyliques en utilisant une colonne capillaire imprégnée de Carbowax 20 M. Ils ont

été identifiés à partir de leurs longueurs de chaines équivalentes (LCE) suivant une méthode classique (Bianchini et al., 1981 ; Viano & Gaydou, 1984). Les résultats obtenus pour 24 échantillons appartenant aux 4 chémotypes sont rassemblés dans le Tableau 2. Ces acides gras vont de l'acide myristique (14 : 0), à l'état de trace dans tous les échantillons, à l'acide lignocérique (24 : 0) dont la concentration moyenne ne dépasse pas 2,3 %. Parmi les autres acides gras saturés, les acides palmitique (16 : 0) (13,5-17,7 %), stéarique (18 : 0) (4,0-5,0 %), arachidique (20 : 0) (1,2-1,4 %) et béhénique (22 : 0) (1,7-2,5 %) sont les plus importants. Les acides mono insaturés principaux sont les acides palmitoléique (16 : 1 n-7) (0,7-2,0 %) et oléique (18 : 1 n-9) (14,0-15,7 %). Parmi les acides gras polyinsaturés, c'est l'acide linoléique (18 : 2 n-6) qui est de loin l'acide gras majoritaire avec 51,8-60,0 %, l'acide linolénique (18 : 3 n-3) ne représentant que 1,9-4,3 %. Nous avons noté la présence de l'acide isostéarique (i 18 : 0) à de faible concentration (0,7-1,2 %).

L'étude statistique des compositions en acides gras ne révèle pas une différence significative en fonction des 4 chémotypes observés à partir de la composition chimique de l'huile essentielle. Ces huiles fortement insaturées se rapprochent de la composition en acides gras de lipides de graines comme celles de maïs ou de tournesol qui sont généralement fluides à température ambiante. L'état solide que nous constatons, dans le cas des lipides neutres des graines de niaouli, est dû probablement à la forte teneur en insaponifiable. L'étude de cette fraction fera l'objet d'un prochain article.

Tableau 1 : Teneurs en lipides, acides gras et insaponifiable des graines de *Melaleuca quinquenervia* étudiées.

Chémotype	Extrait lipidique[a]	Acides gras[b]	Insaponifiable[b]
I	1,32 ± 0,57[c]	48,0	52,0
II	1,53 ± 0,48[d]	46,6	53,4
III	1,50 ± 0,42[e]	50,3	49,7
IV	1,57 ± 0,63[e]	49,5	50

a. Exprimé en % pondéral par rapport aux graines séchées
b. Exprimé en % pondéral par rapport à l'extrait lipidique
c. Moyenne de 11 échantillons
d. Moyenne de 3 échantillons
e. Moyenne de 5 échantillons

CONCLUSION

L'examen approfondi du test des graines au M.E.B. a permis de préciser l'ornementation et de définir ainsi un caractère taxonomique fiable pour la détermination du *Melaleuca quinquenervia* de Madagascar. L'étude comparative des graines des quatre chémotypes observés à partir de la composition chimique de l'huile essentielle n'a toutefois pas abouti à l'établissement de critères taxonomiques nécessaires à leur identification.

TABLEAU 2 : Composition en acides gras des 24 échantillons de graines de Niaouli étudiés[a]

Acides gras	CHÉMOTYPE I[b]				CHÉMOTYPE II[c]				CHÉMOTYPE III[d]				CHÉMOTYPE IV[d]			
	min.	max.	moy.	ec-ty	min.	max.	moy.	ec-ty	min.	max.	moy.	ec-ty	min.	max.	moy.	ec-ty
16 : 0	12,44	27,40	17,30	4,83	11,60	14,60	13,50	1,37	12,90	22,80	16,00	3,51	14,80	22,80	16,90	3,00
16 : 1 n-7	0,69	2,28	1,30	0,51	0,64	0,79	0,70	0,06	0,89	2,17	1,33	0,50	0,77	3,12	2,04	0,77
i18 : 0	0,35	1,45	0,86	0,40	0,40	1,28	0,83	0,36	0,14	2,02	0,71	0,69	0,58	1,82	1,21	0,48
18 : 0	2,89	5,14	4,06	0,69	3,06	5,05	4,27	0,87	3,67	4,80	4,18	0,46	4,67	6,14	5,14	0,53
18 : 1 n-9	8,83	22,10	14,60	3,34	11,60	16,50	14,00	1,98	13,60	16,80	14,90	1,08	12,20	20,10	15,70	2,90
18 : 2 n-6	26,70	66,60	51,70	13,80	55,50	65,10	60,01	3,82	39,90	62,10	53,80	8,85	37,70	59,30	53,02	7,80
18 : 3 n-3	1,20	16,11	4,36	3,91	1,44	4,58	3,08	1,28	0,88	10,87	3,78	3,66	0,93	3,69	1,94	0,96
20 : 0	0,69	2,51	1,38	0,48	0,99	1,72	1,28	0,31	0,85	1,80	1,24	0,32	0,84	1,56	1,21	0,27
22 : 0	1,09	6,74	2,51	1,45	1,25	4,33	2,58	1,29	0,85	3,38	1,87	0,88	0,84	3,28	1,68	0,83
24 : 0	0,40	6,24	2,24	1,45	0,54	1,60	0,93	0,47	1,05	4,15	2,32	1,07	0,87	2,27	1,29	0,52

a. Pourcentage relatif des surfaces des pics obtenus par chromatographie en phase gazeuse sur colonne capillaire (Carbowax 20M)
b. Moyenne de 11 échantillons
c. Moyenne de 3 échantillons
d. Moyenne de 5 échantillons

L'étude de la fraction lipidique des graines a révélé une forte teneur en insaponifiable qui est sans doute à l'origine de la forme concrète de cette huile. Sa composition en acides gras a ainsi été mise en évidence. L'étude comparative de la composition chimique des graines des quatre chémotypes n'a toutefois pas révélé de différences significatives.

BIBLIOGRAPHIE

Afnor, 1988. — *Recueil de Normes Françaises des Corps gras. Graines oléagineuses, Produits dérivés*. Paris.

BIANCHINI, J.P., RALAIMANARIVO, A., & GAYDOU, E.M., 1981. — Determination of Cyclopropenoic and Cyclopropanoic Fatty Acids in Cottonseed and Kapok Seed Oils by Gas Liquid Chromatography. *Anal. Chem.* 53 : 2194-2201.

RAMANOELINA, P.A.R., 1992. — *Etude de la variation de la composition chimique de l'huile essentielle de Niaouli de Madagascar*. Th. Doct., Marseille.

RAMANOELINA, P.A.R., BIANCHINI, J.P., ANDRIANTSIFERANA, M., VIANO, J. & GAYDOU, E.M., 1992. — Chemical composition of Niaouli essential oils from Madagascar. *J. Essent. Oil. Res.* 4 : 657-658.

VIANO, J. & GAYDOU, E.M., 1984. — Composition en acides gras et en stérols des huiles extraites des fruits de trois espèces récoltées dans le Massif du Lubéron : *Aphyllantes monspeliensis* L., *Ranunculus gramineus* L. et *Cornus sanguinea* L. *Rev. Fr. Corps gras* 4-5 : 195-197.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 2-4 : 331-335.

A new *Cercestis* species (*Araceae*) from the Ivory Coast

J. BOGNER & M. KNECHT

Summary : A new species of *Cercestis* (*Araceae*), *C. taiensis* Bogner & Knecht, described here, differs from all other species of this genus by entire, ovate leaf-blades with a cuneate to cordate base, parallel primary lateral veins, very long, linear secretory canals, and a campylotropous ovule.

Résumé : Description d'une nouvelle espèce du genre *Cercestis* Schott (*Araceae*), *C. taiensis* Bogner & Knecht. Elle diffère des autres espèces du genre par les feuilles dont le limbe est entier, ové, rétréci ou cordé à la base, avec des nervures primaires latérales parallèles et des canaux sécréteurs linéaires très longs, et par un ovule campylotrope.

Josef Bogner, Botanischer Garten, Menzinger Str. 63, D-80638 München, Germany.
Marianne Knecht, Ambio, Beratungsgemeinschaft in angewandten Umweltwissenschaften, Seefeldstr. 120, CH-8008 Zürich, Switzerland.

Cercestis taiensis Bogner & Knecht has been known for over 30 years, but was never found in flower in nature, although one of the authors (M. K.) visited the locality near Tai at different times over a period of six years ; this locality was first discovered by Christian de NAMUR. Living plants were also cultivated in a greenhouse in the Ivory Coast and in several botanical gardens in Europe. One plant flowered 1984 in the Botanischer Garten München, after treatment with gibberellin. The other known collections by AKÉ ASSI (nᵒˢ *5728* and *12853*) are all sterile and this raises the question, do the plants flower in nature ? The cultivated plants in München have never flowered again.

Cercestis taiensis Bogner & Knecht, *sp. nov.*

Ab omnibus speciebus generis Cercestis Schott *adhuc cognitis differt foliorum laminis integerrimis basi cuneatis vel cordatis, nervis primariis lateralibus parallelis, canalibus secretoriis linearibus longissimis, ovulis campylotropis.*

TYPUS : *Knecht S 11-R 57*, Ivory Coast, near Tai (holo-, M ; iso-, K).

Plants creeping, rarely climbing up to 4 m. Roots stiff, brown, when climbing, young roots reddish. Foliage leaves 4-5 in rosettes ; petiole 4-10 cm long and ca. 2 mm in diameter, dark green, petiolar sheath short, up to 2 cm long ; leaf-blade ovate, always entire, base cuneate to cordate, 10-16 cm long and 4.5-6.5 cm wide, dark green, somewhat glossy, middle vein strong, 5-7 primary lateral veins on each side, parallel, running towards the apex, with numerous long, linear secretory canals between them, lateral veins of second and third order reticulate ;



Fig. 1. — **Cercestis taiensis** Bogner & Knecht : **1**, whole plant with flagellum × 0.5 ; **2**, lower part of leaf-blade, right side with long secretory canals × 1.5 ; **3**, spadix × 1. All from *Knecht S 11-R 57*. Drawing : E. J. Gnaore.



Fig. 2. — **Cercestis taiensis** Bogner & Knecht : **1**, flowering specimen in cultivation in Botanischer Garten München, *Knecht S 11-R 57* ; **2**, inflorescence, spathe opened to show the spadix, *Knecht S 11-R 57* ; **3**, part of terrestrial population near Tai ; **4**, the rare climbing habit, photograph taken near Tai. (1, 2, photos J. Bogner ; 3, 4, photos M. Knecht).

secretory canals of different length, mostly from 1-4 cm, shortest ca. 0.3 cm long, longest up to 6 cm long. Cataphylls membranous, persistent, 3-6 cm long, green, soon drying and becoming brown. Young leaves slightly reddish. Flagella developing after 4-5 leaves, 20-100 cm long and ca. 2 mm in diameter, green ; internodes 4-20 cm long, with a cataphyll at each node, these persistent, 1.8-2.0 cm long, green, drying soon and becoming brown ; flagella with a few short roots, 1-10 mm long. Peduncle 3.0-3.5 cm long and ca. 0.5 cm in diameter, thickened towards apex, dark green. Spathe ca. 5 cm long, thick, slightly constricted, outside dark green below and lighter green above, inside purplish basally and yellowish green above. Spadix ca.

5.5 cm long ; female part ca. 1 cm long and ca. 0.8 cm in diameter, male part ca. 4.5 cm long and ca. 0.6 cm in diameter below, becoming thinner towards the apex, acute, cream. Flowers unisexual, naked. Pistils ca. 3 mm long ; ovary depressed globular, sometimes squeezed, light green, ca. 2 mm in diameter, unilocular, with one ovule ; ovule campylotropous, ca. 1 mm long ; placentation sub-basal ; style very short to subsessile (ca. 0.2 mm) ; stigma subcapitate, ca. 2 mm in diameter, whitish, papillose. Stamens prismatic, more or less irregularly formed, in view from above angular, sometimes rectangular, occasionally polygonal, 1.5-2 mm long and 1.1-1.8 mm wide ; thecae lateral, opening apically ; pollen grains inaperturate, ellipsoid, 25-30 × 20-25 µm, exine smooth. Chromosome number : 2n = 42.

DISTRIBUTION

The three known localities form a triangle of about 180 km per side. The species is very localised, occurring in large populations in the southwest of Ivory Coast. This part of the country has many endemic species.

Material studied : Ivory Coast : *Aké Assi 5728*, from Pata-Idié, cultivated at the Botanical Garden of Adiopodoumé, 23.VIII.1960 (UCJ) ; *Aké Assi 12853*, Mont Niénokoué, Parc National de Tai, 15.III.1975 (UCJ) ; *Knecht 1141*, Polé-Oula, near Tai, forêt primaire, 19.XI.1980 (UCJ). — All these herbarium specimens are sterile. The only fertile specimens, *Knecht S 11-R 57* (M, K), were originally collected near Tai, and flowered later at the Botanischer Garten München in 1984.

ECOLOGY

Dense populations of *Cercestis taiensis* occur near Tai, where there are more than one hundred thousand plants in an area of about 1/2 ha on shady places in tropical rain forest. The soil is a sandy loam and moderately coarse textured ; pH 4.3. Nearly all plants were creeping and linked together by flagella ; only three or four climbing plants have been seen, reaching a height of 3-4 m (Fig. 2, *4*). As has been mentioned earlier (Knecht, 1983), these plants are not very good climbers and tend to fall down when the weight of the leaves gets too heavy (more than four leaves).

Cercestis congensis Engl. and *C. sagittatus* Engl., may also form dense terrestrial populations, but these two species form also many climbing plants. The terrestrial growth pattern, with the formation of rosulate plants and flagella, is also retained in the climbing phase in *Cercestis stigmaticus* N. E. Br. and *C. ivorensis* A. Chev. Other species, for instance *C. afzelii* Schott, have a continuous climbing growth ; they also produce flagella, but the foliage leaves are on shoots with elongate internodes and not in rosettes. As *Cercestis taiensis* has never been seen in flower at its natural habitat, the population could developed from a single plant.

DISCUSSION

Cercestis taiensis is characterized by its parallel primary lateral veins, differing from all other species of the genus where the venation is completly reticulate. *C. taiensis* has somewhat tough leaf-blades and on fresh leaves the venation type seems to be completly parallel, especially since second and third order veins are inconspicuous. This appearance is further enhanced by the conspicuous long, linear secretory canals running between the primary lateral veins, especially visible on the underside of the leaf-blade. In dried material it becomes apparent that there are reticulate secondary and tertiary lateral veins between the primaries. These are much thinner and form a stretched network. The linear secretory canals can be easily distinguished from the veins by their transparent appearance when the leaf is viewed against the light. This venation type is unique to *C. taiensis* and, with the exception of the secretory canals, resembles the venation found in members of the tribe *Monstereae*, in particular the genus *Rhaphidophora* Hassk. Secretory canals or glands (dots) are found in other species, the linear type, although shorter than in *C. taiensis*, for instance in *C. ivorensis* or the punctiform type as in *C. camerunensis* (Ntépé) Bogner. They are absent in other species, i.e. *C. stigmaticus*, *C. sagittatus*.

The ovate leaf-blades with cordate base in *Cercestis taiensis* are found otherwise only in the juvenile stage of *C. camerunensis*, a species with dots and producing laciniate leaf-blades in the adult stage. *C. taiensis* always has entire leaf-blades throughout its life cycle.

Regarding ovule type, all other *Cercestis* species have anatropous to hemianatropous (micropyle directed sidewards and not downwards) ovules, but *C. taiensis* differs in having a campylotropous ovule.

ACKNOWLEDGEMENTS : We like to thank very much Christian de NAMUR, ORSTOM Brazzaville, Congo, who showed M. KNECHT this new aroid in the Tai forest, further the Swiss Research Foundation for its financial support, L. AKÉ ASSI, Abidjan, Ivory Coast, for his useful information, E. J. GNAORE, Abidjan, Ivory Coast, for the excellent drawing and H. HEINE, Mannheim, Germany, for the translation of the diagnosis into Latin.

LITERATURE

ENGLER, A., 1911. — *Araceae-Lasioideae in* A. ENGLER, *Das Pflanzenreich* IV. 23 C (Heft 48) : 1-130, 44 fig. (*Cercestis* incl. *Rhektophyllum*) : 114-121. Wilhelm Engelmann, Leipzig.

GRAF, A. B., 1992. — *Hortica. Color Cyclopedia of Garden Flora and Indoor Plants.* Roehrs Company, East Rutherford, N. J. (USA). 1218 pages, 8100 photographs (*Cercestis taiensis* : text p. 995, color photograph p. 24).

KNECHT, M., 1983. — Contribution à l'étude biosystématique des représentants d'Aracées de la Côte d'Ivoire. *Phanerogamarum Monographiae*, tomus 17 : 1-290, 76 fig., 14 tab., 21 pl. J. Cramer, Vaduz.

NTÉPÉ-NYAMÈ, C., 1988. — Aracées *in Flore du Cameroun* 31 : 1-140, 55 pl. Ministère de l'enseignement supérieur de l'informatique et de la recherche scientifique, Yaoundé, Cameroun.

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **16**, 1994 (publ. 1995),
section B, *Adansonia*, nᵒˢ 2-4 : 337-342.

La croissance des rameaux d'une plante ligneuse de mangrove : *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*)

A. DIALLO, K. SIDIBE, B. KOUROUMA & B. VASSILIEV

Résumé : Etude quantitative de la morphogenèse des pousses annuelles de *Laguncularia racemosa* Gaertn.

Summary : The morphogenesis of the annual schoots of *Laguncularia racemosa* Gaertn. is studied.

A. Diallo, K. Sidibe et B. Kourouma, Laboratoire de Botanique, Université de Conakry, Guinée.
B. Vassiliev, Laboratoire des plantes supérieures, Université de Saint-Petersbourg, Russie.

La mangrove est une formation végétale très spécialisée par sa localisation dans les zones littorales intertropicales et par sa composition floristique très pauvre et particulière. Des sols fortement humides et salés en font une zone aux conditions édaphiques difficiles pour des êtres vivants. L'étude de l'adaptation des plantes à ces conditions exceptionnelles est intéressante, aussi bien sur le plan de la botanique appliquée que sur celui de la botanique théorique : elle permet d'établir les caractères d'adaptation à ce milieu, caractères pouvant servir de guide aux sélectionneurs, et de définir l'une des directions spécifiques de l'évolution adaptative des Angiospermes.

L'adaptation des êtres vivants est un processus de l'évolution ontogénique et donc doit être conçue à travers les phénomènes de croissance et de morphogenèse. L'unité de croissance des plantes supérieures étant la pousse annuelle, le métamère, formé d'une feuille et de l'entre-nœud qui la porte, représente l'unité structurale et temporelle de cette pousse. Les caractères de développement de ces métamères déterminent la structure et le rythme de formation de la pousse et par conséquent la forme biologique de la plante, sa tolérance au milieu, sa productivité et sa plus ou moins grande précocité.

Sur ces bases, la structure anatomique et morphologique, la vitesse et la durée de croissance, le plastochrone, les phases et les particularités de la morphogenèse des métamères ont été étudiés dans une plante typique de la mangrove, *Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*).

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Laguncularia racemosa est un petit arbre de la mangrove occidentale africaine, du Sénégal à l'Angola ; on le rencontre aussi sur la côte atlantique de l'Amérique tropicale (AUBRÉVILLE, 1950). Ses feuilles sont simples, opposées, glabres et coriaces. Le limbe, obové à elliptique, est

arrondi aux deux extrémités. Le pétiole est épais et muni à son sommet de deux glandes plus ou moins nettes. Les fleurs sont groupées en panicules terminales un peu ramifiées.

Des observations morphologiques et des mesures de la croissance en longueur ont été réalisées pour les feuilles successives de pousses de *Laguncularia*, à des intervalles de 7 jours. L'étude s'est déroulée de décembre 1985 à juin 1986 aux environs de Conakry.

Le matériel, fixé, a ensuite été coupé à main levée aux différentes phases du développement des métamères. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'un micromètre oculaire et les dessins réalisés avec une chambre claire RA-7.

Comme modèle mathématique de croissance, nous avons utilisé la fonction logistique de VERHULST :

$$y = \frac{A}{1 + \exp\{a + b.t\}}$$

avec : y = longueur de la feuille, t = son âge en jours, A = sa longueur finale, a et b, des paramètres de lissage.

Les données expérimentales ont été lissées par la méthode du maximum de vraisemblance à l'aide d'un micro-ordinateur, ce qui nous a fourni les valeurs de A, a et b. En utilisant les formules données par VASSILIEV et al. (1974) et par DEBOUCHE (1978), nous avons ensuite calculé T (= âge au point d'inflexion de la courbe de croissance, c'est-à-dire instant de la plus grande vitesse de croissance) comme égal à $a/|b|$ et V (= vitesse maximale de croissance) comme $0{,}25\ A.|b|$. Nous définissons, de façon arbitraire, une durée de croissance D comme égale à 2.T.

Par exemple, la longueur de la feuille 24 de la pousse 3, lissée par l'équation

$$y = \frac{113{,}35}{1 + \exp(9{,}767 - 0{,}112t)}$$

donne les valeurs :

$$T = 9{,}767/0{,}112 = 87{,}205$$
$$V = 0{,}25 \times 113{,}35 \times 0{,}112 = 3{,}174$$
$$D = 87{,}25 \times 2 = 174{,}5$$

II. RÉSULTATS

A. — Croissance des feuilles

L'analyse des pousses de croissance successives sur une même pousse annuelle nous montre que les feuilles opposées d'un même nœud ont pratiquement les mêmes cinétiques de croissance, alors que la croissance de ces paires de feuilles successives ont la même allure mais avec des paramètres variables.

La longueur finale des feuilles adultes d'une pousse varie entre 50 et 120 mm. Le plastochrone, très long, varie entre 20 et 50 jours. Cette lenteur permet de l'observer directement en suivant le développement des rameaux choisis. La vitesse maximale de croissance d'une feuille est faible et s'étend souvent de 1 à 4 mm par jour.

Une pousse annuelle s'accroît continuellement mais de façon irrégulière. Pendant la saison sèche (Décembre-Février) le plastochrone et la durée de croissance augmentent, tandis que la vitesse maximale de croissance et les dimensions adultes des feuilles formées en cette période diminuent. A partir de Mai, le plastochrone et la durée de croissance diminuent alors que la vitesse de croissance et les dimensions adultes des feuilles augmentent. Il y a donc des corrélations positives entre le plastochrone et la durée de croissance d'une feuille, d'une part, et d'autre part, les dimensions adultes de la feuille et sa durée de croissance. Par contre, la vitesse maximale de croissance et la durée de croissance sont en corrélation négative.

En comparant des feuilles de pousses différentes, on constate que leurs dimensions adultes diffèrent légèrement selon les pousses et les arbres étudiés. Cependant leur mode de croissance, le plastochrone et son rythme de variation, la vitesse maximale et la durée de croissance, la durée de vie sont bien analogues et ont les mêmes relations. Ces observations permettent d'affirmer que les pousses annuelles sont identiques par rapport à leur morphologie et leur mode de croissance.

Une comparaison a été faite avec la croissance des pousses de deux autres espèces d'arbres de mangrove : *Rhizophora mangle* L. et *Avicennia nitida* P. Beauv. Chez *Rhizophora*, la pousse s'accroît régulièrement sans interruption et sans changement sensible de la dimension adulte des feuilles ni du plastochrone. Cette régularité correspond à la position axillaire des bourgeons floraux et à une bonne protection du bourgeon terminal par des stipules en étui. La longueur adulte des feuilles est de 80 à 150 mm (tableau 1) ; le plastochrone observé est grand, durant de 40 à 60 jours. La vitesse maximale de croissance est relativement faible (1,5 à 3,5 mm par jour) et rappelle celle de *Laguncularia*. La durée de croissance d'une feuille est très longue (170 jours environ) et sa durée de vie atteint un an (360 jours).

TABLEAU 1 : Paramètres de croissance (A = longueur finale de la feuille, 2 T = durée conventionnelle de la croissance, V = vitesse maximale de croissance). Explications dans le texte.

Nom de l'espèce	N° de la pousse	N° de la feuille	A	2 T	V
Laguncularia racemosa	1	15	55	142.7	1.03
	2	10	96	154.0	3.08
	3	22	66	143.5	1.09
		23	90	160.8	2.22
		24	115	163.9	3.03
		25	120	161.4	2.72
		26	85	161.2	4.13
Avicennia nitida	1	13	108	161.6	3.22
	2	17	100	160.0	3.55
	3	18	100	141.1	6.04
Rhizophora mangle	1	7	82	171.1	1.51
	2	15	144	172.6	2.19
	3	37	150	171.3	3.47

Chez *Avicennia* la pousse a une croissance irrégulière, les dimensions adultes des feuilles diminuent fortement de la base au sommet d'une pousse annuelle (de 130 à 20 mm) ; cette variation est à mettre en parallèle avec la formation d'une inflorescence terminale (croissance sympodiale et non monopodiale). Le plastochrone observé est pratiquement constant, d'environ 40 jours. La vitesse maximale de croissance est comparativement faible et analogue à celle des deux autres espèces. La durée de croissance est de 140 à 160 jours et les feuilles tombent généralement après une année de vie.

B. — Morphogenèse d'un métamère de *Laguncularia racemosa*

Les ébauches de la paire de feuilles opposées apparaissent au sommet de la pousse quand les feuilles précédentes atteignent 100 µm de longueur. Ces primordiums cylindriques s'accroissent d'abord verticalement, jusqu'à une longueur de 0,5 mm environ. A partir de cet instant, des méristèmes submarginaux se forment et leur multiplication aboutit à la formation du limbe foliaire. Les divisions cellulaires sont plus intenses à la face inférieure qu'à la face supérieure et le limbe s'enroule de telle façon qu'il paraît involuté. Dès ce stade, la proportion entre longueur et largeur du limbe est déterminée et ne subit plus de fluctuation importante au cours des phases successives de croissance.

Le limbe comprend initialement 5 à 6 couches de mésophylle et ce nombre augmente jusqu'à atteindre 12 ou 13 quand la feuille atteint 20 à 25 % de sa longueur finale. La différenciation du mésophylle est manifeste très tôt et le tissu palissadique est reconnaissable quand la feuille n'a que 10 % de sa longueur finale. Des divisions périclinales ne se produisent qu'au niveau des tissus lacuneux et aquifères et cessent dès que la feuille a 20 % de sa taille finale. Par contre les divisions anticlinales s'observent pendant toute la phase de croissance du limbe, au niveau du tissu palissadique. Ces mécanismes entraînent une constance de l'épaisseur de ce tissu, à 8-10 µm. Dans l'intervalle de temps allant de 10 à 80 % de la longueur finale de la feuille, les cellules palissadiques et aquifères augmentent en hauteur de 10 µm environ, jusqu'à avoir une taille de 50 à 60 µm. Au cours de la croissance de la feuille, l'épaisseur totale du limbe augmente de 70 µm au moment de l'apparition des méristèmes marginaux jusqu'à 400 µm à l'âge adulte. Au niveau de l'épiderme, les divisions anticlinales prédominent jusqu'à 10 % de la longueur maximale du limbe. Les premiers stomates apparaissent d'abord à la face inférieure quand la feuille s'approche du tiers de ses dimensions définitives. Les jeunes stomates ont de 20 à 22 µm de long à leur apparition et leur taille se stabilise à 30 à 35 µm quand la feuille atteint les trois-quarts de sa longueur finale. Par ailleurs la vitesse maximale de formation des stomates, dans l'épiderme inférieur et supérieur, correspond à la phase d'étalement du limbe, au moment où il a entre 40 et 50 % de sa longueur finale. Cette phase de différenciation correspond avec l'ouverture des bourgeons et à une augmentation de l'intensité de la respiration, de la transpiration et de la photosynthèse. A partir d'un stade où la longueur de la feuille est environ la moitié de sa longueur finale, le nombre de stomates reste stable, ce qui entraîne que leur densité par unité de surface diminue.

La forme et la dimension des cellules des épidermes inférieurs et supérieurs sont semblables, bien que le nombre de stomates soit plus élevé à la face supérieure. Ce caractère d'adaptation aux successions d'émersions et de submersions est bien connu chez les plantes à feuilles flottantes. Il existe une pubescence temporaire, apparaissant très tôt au cours de la croissance et disparaissant quand la feuille atteint les trois-quarts de sa taille finale.

Les faisceaux de procambium de la nervure principale se montrent dès que la feuille atteint 5 % de sa taille finale et la distance moyenne entre les faisceaux du limbe évolue au cours de la croissance, de 50 à 200 µm.

L'entre-nœud sous-jacent se développe pendant le même temps que la feuille. Un anneau de procambium y est bien visible quand la feuille a seulement 2 % de sa longueur finale. La différenciation du tissu conducteur primaire est en corrélation directe avec celle des tissus palissadiques et lacuneux du limbe ; elle se manifeste quand la feuille atteint 10 % de sa longueur finale et se termine quand la feuille a 40 % de cette longueur, au moment où le limbe commence à s'étaler. A partir de ce moment le cambium apparaît et conduit, en se développant, à la formation des tissus secondaires. Il fonctionne rythmiquement et cette périodicité se traduit par une stratification du phloème secondaire : à chaque entre-nœud, du sommet vers la base du rameau, une strate nouvelle apparaît, ce qui permet d'estimer l'âge de cet entre-nœud. Le périderme se manifeste précocement dans l'entre-nœud, quand la feuille atteint les trois-quarts de sa taille finale.

Ces phases de développement, leur succession et leurs durées relatives, ne sont pas en désaccord avec ce qui a été décrit par MAKSYMOWYCH (1973) pour des espèces herbacées tempérées.

C. — Structure d'un métamère adulte

La surface de la feuille adulte varie de 30 à 40 cm^2, la longueur du pétiole est de 15 à 20 mm et les entre-nœuds mesurent de 50 à 100 mm de long. Le mésophylle du limbe, de 300 à 400 µm d'épaisseur, est compact bien que formé de tissus palissadique, lacuneux et aquifère. Le tissu palissadique comprend deux assises de cellules, chaque cellule ayant 15 µm de long sur 2 µm de diamètre. Le tissu lacuneux est formé de 3 ou 4 assises sans méats, et le tissu aquifère de 6 à 7 couches de cellules qui occupent la région médiane du mésophylle. Ces cellules incolores à parois minces mesurent 15 µm de hauteur.

L'épiderme est formé de petites cellules rectangulaires à parois minces et compte environ 3.600 cellules au mm. La feuille est amphistomatique et le nombre de stomates est faible à la face inférieure (80 stomates au mm). La densité de la nervation est assez grande et correspond à 1.000 mm d'éléments de vaisseaux par cm^2 du limbe.

III. CONCLUSION

Cette étude de la croissance d'une plante ligneuse de mangrove permet d'affirmer les conclusions suivantes :

1. — Les feuilles sont relativement petites et leur vitesse maximale de croissance est faible. Cependant le plastochrone observé, la durée de croissance et la durée de vie d'une feuille sont grands. Ces caractères communs aux espèces de la mangrove étudiée (*Laguncularia, Rhizophora* et *Avicennia*) sont probablement des caractères adaptatifs aux conditions de la salinité élevée. Ils sont peut-être à mettre en relation avec la crassulescence de ces espèces (SCHNELL, 1971).

2. — La pousse annuelle s'accroît continuellement, mais de façon irrégulière. En saison sèche, le plastochrone et la durée de croissance des feuilles qui y sont initiées augmentent alors que la vitesse maximale de croissance et les dimensions finales de ces feuilles diminuent.

3. — La morphogenèse est très lente, mais les phases de développement sont identiques à celles connues dans les plantes des pays tempérés :

- le tissu palissadique et le xylème primaire se différencient tôt, quand la feuille atteint 10 % de sa longueur finale ;
- les divisions périclinales cessent dans le limbe lorsque la feuille atteint 20 % de sa longueur finale, tandis que les divisions anticlinales s'observent tout au long de la croissance ;
- les stomates apparaissent d'abord à la face inférieure et la vitesse maximale de leur formation correspond à la phase d'étalement du limbe ;
- un cambium fonctionnant rythmiquement apparaît dans l'entre-nœud quand la feuille atteint 40 % de sa longueur finale ;
- un périderme se forme précocement au cours de la croissance du métamère, lorsque la feuille a environ les trois-quarts de sa longueur définitive.

BIBLIOGRAPHIE CITÉE

Aubréville, A., 1950. — Flore forestière soudano-guinéenne. *Société d'édition géographique maritime coloniale*, Paris.

Debouche, C., 1979. — Présentation coordonnée de différents modèles de croissance. *Rev. Stat. appl.* 27 : 5-22.

Maksymowych, R., 1973. — *Analysis of leaf development*. Cambridge University Press, Cambridge, G.B.

Schnell, R., 1971. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Gauthier-Villars, Paris.

Vassiliev, B. R., Zvontsova, N. A. & Schmidt, V. M., 1974. — Analyse mathématique de la croissance des feuilles de *Nicotiana rusticana* et de *Zea mays*. *Bot. Zhourn.* 59 (5) : 655-659 (en langue russe).

Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **16**, 1994 (publ. 1995), section B, *Adansonia*, nos 2-4 : 343-348.

Revue bibliographique — *Reviews*

J.-F. Leroy. *Origine et évolution des Plantes à fleurs. Les Nymphéas et le génie de la nature.* Masson, 524 + XIX p., nombreuses fig., 4 pl. couleurs (1993).

Au cours de l'histoire de la Botanique, deux grands courants d'idées se sont manifestés concernant l'origine des plantes à fleurs. Un premier ensemble d'hypothèses, dont la source paraît remonter à la découverte des Bennettitales, plantes fossiles du Jurassique et du Crétacé, imagine la fleur comme issue d'un strobile calqué sur la disposition des pièces fertiles que présentent ces plantes fossiles. D'autres hypothèses ont admis, au contraire, le caractère primitif des fleurs apérianthées. J.-F. LEROY, sur la base d'une étude fine des familles primitives actuelles, se range à ce second point de vue.

La première partie de l'ouvrage apporte un abondant historique de l'évolution de la pensée botanique, exposé qui est basé sur la très riche érudition de l'auteur. Ainsi sont notamment passées en revue les phases de l'élaboration du concept de fleur, échelonnées de 1670 à 1875.

L'école englérienne considère comme primitifs les groupes à fleurs apérianthées et anémophiles, généralement disposées en chatons. Pour ARBER & PARKIN (1907), au contraire, la fleur angiospermienne est issue d'un strobile ou cône amphisporangié. Les fleurs simples, unisexuées, apétales, en seraient dérivées par réduction. ARBER & PARKIN font valoir que leur théorie a l'avantage d'une base paléontologique. Le point de vue fut repris par BESSEY (1915), qui pense que les Anthophytes dérivent d'ancêtres gymnospermiens strobilifères. La pensée botanique contemporaine a été grandement influencée par l'école de BESSEY.

L'auteur est ensuite amené à passer en revue les « témoins vivants du passé, ou fossiles vivants ». Il étudie particulièrement les Wintéracées, famille archaïque à aire vaste et très discontinue (ce qui déjà paraît indiquer son ancienneté). Les Wintéracées sont homoxylées, caractère primitif. Leur pollen, en tétrades, est très caractéristique. Or un pollen tout semblable a été trouvé dans le Crétacé inférieur du Proche-Orient.

L'auteur souligne que rien n'a pu prouver que l'anémogamie soit un caractère secondairement acquis.

Vient ensuite un exposé sur la « fleur primitive », et sur les théories divergentes qui ont tenté de la reconstituer. L'auteur est amené ainsi à passer en revue les principales hypothèses qui ont été formulées. D'abord est rappelée l'école EMBERGER-NOZERAN, pour qui la fleur peut constituer le résultat d'une condensation, du « télescopage » d'une inflorescence. Puis est exposée la théorie de la gonophylle de MELVILLE, issue de l'observation de faits ontogéniques ovariens (particulièrement le développement des carpelles chez l'*Oxalis*), — tout en rejoignant ensuite des faits paléobotaniques (structure des *Glossopteris*), qui n'étaient pas son point de départ. La célèbre théorie du durian, de CORNER, est rappelée. Enfin est mentionnée la découverte des Ptéridospermées, « Fougères à graines » (ou plutôt à ovules). Ceci laisse la porte ouverte à l'idée d'une filiation entre les Cryptogames vasculaires et les plantes supérieures.

Le problème, non résolu, des Gnétophytes est discuté (p. 222). Ces plantes ont un « hétéroxylème », différent de celui des Angiospermes. L'hypothèse d'une origine du *Welwitschia* à partir des Bennettitales est soulevée.

L'auteur aborde ensuite (p. 257) la question des premiers fossiles angiospermiens. L'époque d'apparition des Phanérogames reste un des grands problèmes. Aucun document fossile ne permet d'établir avec certitude l'existence des plantes à fleurs avant le Barrémien (120 millions d'années). Des pollens et des « mégafossiles » de plantes à fleurs ont notamment été trouvés dans le « groupe du Potomac » (du Barrémien à l'Aptien). Des reconstitutions morphologiques des premières Angiospermes ont été tentées. Au Crétacé moyen, « les Angiospermes platanoïdes étaient ... très répandues ». L'auteur se range à l'avis que les grandes lignées angiospermiennes étaient déjà différenciées au Cénomanien.

La troisième partie de l'ouvrage est consacrée aux mécanismes évolutifs ayant pu aboutir aux plantes

actuelles, — ce qui amène l'auteur à analyser des familles archaïques actuelles. Les Trochodentrales (*sensu lato*) sont d'abord examinées. Les fleurs, simples, y sont disposées en pseudanthes. Parmi les Chloranthacées, proches des Pipérales, le genre *Hedyosmum* a particulièrement été étudié par l'auteur. Les chatons de cette plante, couramment qualifiés d'inflorescences, sont en fait des fleurs polystaminées, issues d'un « épi ancestral ». Il y aurait eu une condensation de l'organisation, soit avec perte soit avec sexualisation de la bractée. Une comparaison est évoquée avec le « chaton » mâle des Conifères. L'auteur (p. 339) rappelle que cette « théorie de l'*Hedyosmum* » a pu provoquer des réactions critiques, — d'autres auteurs, en revanche, lui ayant réservé un accueil très favorable.

Le genre *Houttuynia* présente une « inflorescence » en épi, à fleurs réduites, se réduisant de plus en plus vers le haut. Le sommet de l'axe se termine par une fleur hermaphrodite, à 3 étamines. A la base de cette « inflorescence », il y a 4 grandes bractées pétaloïdes. Cette « inflorescence » peut être qualifiée de pseudanthe. Il suffit d'une transmutation de l'axe de cet « épi », à la suite d'une *accélération ontogénétique*, pour que le mécanisme à l'œuvre dans la construction de la fleur d'*Houttuynia* s'applique au niveau de l'inflorescence. On arrive ainsi à une fleur grande et complète de type magnolioïde semblant entièrement nouvelle.

Le chapitre XIV est ensuite consacré à une étude critique des relations entre les Dicotylédones et les Monocotylédones. L'auteur pense, à juste titre, qu'une origine des secondes à partir des premières n'est pas prouvée. Ce serait plutôt l'évolution inverse que paraît privilégier l'auteur. Enfin viennent des conclusions générales, récapitulant les faits essentiels développés dans l'ouvrage.

Superbement présenté, l'ouvrage est magnifiquement illustré d'excellents dessins et de très belles photographies en couleurs. Des index et des glossaires en facilitent la consultation. En résumé, l'ouvrage monumental du Professeur Leroy renferme une très riche documentation sur la phylogénie des plantes à fleurs. C'est un ouvrage de base, qui sera toujours consulté avec profit. Il renferme des idées fort intéressantes et nouvelles sur l'origine des plantes à fleurs. Et, sur le plan général, il apporte une utile contribution à la connaissance de l'évolution végétale.

R. Schnell

E. F. Anderson. *Plants and people of the Golden Triangle. Ethnobotany of the Hill Tribes of Northern Thailand.* Dioscorides Press, Portland, Oregon, 279 p., 200 colour photographs, hardcover (1993).

The author gives a general account of the custon and culture of the various tribes living in Thailand, with special reference to the six larger groups : the Akha, Hmong, Karen, Lahu, and Mien, basing on relevant data and his own study. The natural environment of the land of the hill tribes is summed up that these people are living between the subtropical moist zone below 1000 m elevation and the subtropical lower montane belt above that altitude, according to the study of Holdridge et al. (1971).

The tribes keep moving down the hilltracks along the more or less continuous mountains extending far to the north into China. Most the tribes have a common practice for their livehood on the shifting cultivation or slash-and-burn agriculture, raising upland rice, corn, and opium crop ; thus subjected to discriminately destruction of the natural vegetation among the watershed areas. Only the Karen, who prefers to live among the valleys and have more stable agricultural practice.

The author provides an exhaustive list of crop plants in Appendix 1, broken down into uses. Also a list of medicinal plants used by the hill tribes is given in Appendix 2, broken down into uses, ailment, part used, and method of use.

The book is printed in a clear letter on good paper and profusely illustrated with beautiful colour photographs, credit to the Dioscorides Press. It is a must for those who are interested to more about the people of the hinterland of the country and their ethnobotanical knowledge. The book is worth the price to either own personally or deposit in any botanical library.

T. Smitinand

K.B. Sandved, G.T. Prance & A.E. Prance. *Bark. The formation, characteristics, and uses of bark around the world.* Timber Press, Portland, Oregon, 174 p., 177 photos couleur (1993).

C'est un fort beau livre qui nous est présenté sur les écorces par un photographe, un scientifique et son épouse. Le nom de Mr. Sandved, auteur des magnifiques photographies en couleur est placé dans la page de titre avant les auteurs du texte comme il est d'usage quand l'illustration communique à l'ouvrage son caractère principal, celui d'introduire un sujet par l'image.

Le livre comprend 174 pages 25 × 25,5 cm, dont 9 pour l'introduction, 55 pour le texte et 3 pages d'index ; les 177 photographies en couleur occupent 107 pages. C'est dire que l'image occupe en effet la place principale. L'éditeur n'a pas lésiné sur la taille des photographies, souvent en pleine page. Leur qualité très élevée, les couleurs bien respectées, la mise au point remarquable sur des détails comme ces aiguillons (p. 44, droite) ou la desquamation de *Bursera simaruba* (p. 18 gauche et 41 droite), font qu'il faudrait les commenter presque toutes avec éloge.

En dépit de l'ambition du titre, les auteurs ont exercé des choix parmi tous les thèmes possibles, par la longueur des textes et le nombre des photos pour chaque sujet. Ils ont donné la préférence aux usages (36 pages avec 45 photos), tandis que l'aspect externe de l'écorce et ses fonctions ne reçoivent que 10 pages, mais 80 photos. Trois pages de texte et 23 photos sont consacrées à la flore épiphytique, 3 pages et 10 photos à la faune hébergée par les écorces. Les auteurs ont été nettement inspirés par les procédés de camouflage des animaux qui se dissimulent sur les écorces, ici essentiellement des insectes, sujet qui, sans être marginal, est tout de même un peu particulier si l'on songe que d'autres thèmes ne sont du tout traités : l'anatomie, la section tangentielle et transversale si utile pour l'identification, les clés de reconnaissance, les types de morphologie externe et leur terminologie. D'autres sont faiblement traités dans le texte comme la phytopathologie de l'écorce interne, parasitée par une pléiade d'insectes et de champignons au grand déplaisir des forestiers et planteurs (photos p. 156 bas gauche, 157, 165 gauche).

Mais il serait oiseux et peu honnête d'énumérer les sujets que les auteurs n'ont ni abordé ni même mentionné, ou de critiquer leurs choix. On ne peut pas prétendre être encyclopédique en 174 pages sur un thème qui comporte des milliers de référence. On remarquera que la bibliographie à la fin des différents chapitres (quand elle existe) est peu représentative de l'état de la littérature. Il paraît impossible de ne pas mentionner quelques ouvrages généraux, même si ceux-ci ne sont pas en anglais.

On cherchera en vain la moindre allusion aux grands traités d'anatomie sur les écorces, Hohlheide (1951) ; Zahur (1959) ; Esau (1969) ; Roth (1981) ; Moeller (1982) ou de Chang (1954), sur les conifères, sans parler des nombreuses publications sur les écorces tropicales. S'il est vrai comme le dit Sandved dans sa préface (p. 8) que «... this volume, the first of its Kind on bark...» constitue effectivement dans sa conception et son apport ethnographique par l'image quelque chose de nouveau, on ne peut passer sous silence des petits livres fort bien faits en anglais, allemand ou français tels que Schwankl (1956) et Vaucher (1990/1993) qui l'ont précédé.

Le livre énumère dans son index 202 espèces d'arbres (et un petit nombre d'arbustes et de lianes) mentionnés dans le texte mais il ne représente en 177 photographies que 71 espèces, ce qui veut dire qu'une certaine redondance n'a pas été évitée. On comprend volontiers l'enthousiasme des auteurs pour la beauté de certaines écorces, mais pourquoi 4 photos pour *Bursera simaruba* (p. 19, 41, 46, 65) ; trois pour *Ficus elastica* ; trois pour *Quercus suber* ; deux pour *Arbutus unedo* presque identiques (p. 44, 127) ; deux pour *Eucalyptus naudiniana* en pleine page (pages 42-43) également presque identiques ; deux pour *Agathis dammara* ; deux pour *Opuntia echios* etc., etc. ? Ne valait-il pas mieux donner plus d'espèces compte tenu du format du livre ?

Faut-il rappeler qu'il existe au moins 250.000 espèces de plantes à fleurs (Heywood, 1978) et environ 600 Gymnospermes et que, en prenant une fourchette de sécurité très large il y a probablement dans le monde entre 30.000 et 60.000 espèces d'arbres de 10 cm de diamètre et plus. C'est dire que les 71 espèces paraîtront un chiffre bien faible, d'autant qu'elles représentent les écorces les plus photogéniques, les plus faciles à reconnaître, ce qui pourra donner au lecteur non averti une idée fausse, car un nombre relativement faible d'espèces d'arbres se reconnaît sans ambiguïté par leur écorce ; il faut impérativement la feuille et souvent aussi le fruit pour compléter le diagnostic sur le terrain.

De plus 15 espèces d'*Eucalyptus* — à écorce certes spectaculaire — occupent environ 20 % de l'image alors que leurs quelque 600 espèces ne représentent guère plus d'un centième du total des arbres, d'où une très forte sur-représentation.

Il n'est pas inintéressant d'analyser les photographies en fonction de leur provenance ; on a par ordre décroissant : Australie 16 ; Brésil 15 ; Indonésie 8 ; Amérique du Nord 7 ; Sri Lanka 6 ; Papua New Guinea 6 ; Panama, Pérou, Mexico, Chine, U.S.A. 4 ; Indonésie 3, etc., au total 27 pays dont 22 tropicaux. On pourra reprocher aux auteurs de n'avoir pas mieux systématisé les types morphologiques d'écorce (dans l'espace alloué), d'employer une terminologie peu développée, assez vague, parfois inexacte, par exemple : « spines » au lieu de « prickles » (p. 44, 45, 51, 52 , 53). La dimension des diamètres n'est jamais indiquée sur les photos, laissant le lecteur sans repère.

Le lecteur apprendra beaucoup d'un texte clair, où le nombre des exemples n'est restreint que par le format du livre, mais qui sont peut-être un peu trop limités à l'Amérique. L'aspect ethnographique est particulièrement intéressant : emplois médicinaux et poisons, hallucinogènes, arômes, tannins, liège, tissus, canot, nombreuses anecdotes resituées dans un cadre historique.

On regrettera qu'un cadre un peu étroit n'ait pas permis d'inclure nombre d'informations assez familières aux Européens : tille, poix, toitures des palafittes, mettant en jeu des écorces d'espèces choisies.

Les erreurs sont rares : p. 31, *Samanea saman*, qu'il faut maintenant appeler *Albizia saman* (Jacq.) Muell. semble bien être d'Amérique tropicale continentale et non des Antilles (West Indies) ; p. 92, la fabrication de charbon de bois à partir de *Rhizophora* n'est pas récente ; l'information sur l'extraction de tannin de mangrove n'est pas partiellement exacte : si elle subsiste encore localement, l'extraction a cessé pour non rentabilité, la dernière usine ayant fermé ses portes à Sabah dans les années soixante.

Les fautes d'orthographe ou coquilles sont assez peu nombreuses : pages 33 treee au lieu de tree ; p. 39, *Cercidum* au lieu de *Cercidium* (aussi *Ceridum* dans l'Indes) ; p. 56, Priestly au lieu de Priestley ; p. 73, commerical au lieu de commercial ; p. 98, bonyangy au lieu de buoyancy ; p. 98, *mercusii* au lieu de *merlusii* ; p. 105, verstile au lieu de versatile ; p. 172, *Nothfagus* au lieu de *Nothofagus*.

Les imprécisions sont par contre assez nombreuses : absence d'indication de pays pour les photos : 19, 26, 29, 34.... 108, 109, 120, 159... ; espèce non précisée pages 11, 14, 16, 21, 27, 31, 35, 51, 77, 81, 83, 94, 132, 147, 160, 161 ; *Palaquium gutta* est non seulement du Pacifique Sud (Salomons) mais aussi et surtout du Sud-Est asiatique.

La référence à des écorces n'est pas très pertinente p. 37 et p. 158 pour *Theobroma* et *Grias* respectivement, mais se rapporte au phénomène de la cauliflorie (mot ne figurant d'ailleurs pas dans l'index), ou rameaux florifères sur les racines, le pied, le tronc et les grosses branches de plus d'un millier d'espèces.

De même les racines aériennes (p. 31) ne sont pas non plus complètement dans le sujet. Il n'est pas si sûr (p. 91) que la Nature soit toujours aussi économe que le prétendent les auteurs. On a des doutes sur l'identité de l'espèce p. 52 donnée pour *Azadirachta indica* avec des aiguillons (?) qui ressemble plus à un *Zanthoxylum* ou à un *Ceiba* jeune.

Malgré ces quelques réserves et remarques, beau livre introductif sur les écorces, à titre peut être un peu succinct et à bibliographie tronquée, mais qui contribuera certainement à éveiller l'intérêt pour les écorces dans le grand public et à réhabiliter leur humble place dans la description des écosystèmes forestiers. Au prix où le livre est vendu, de nombreux lecteurs potentiels, botanistes, forestiers, ethnologues, naturalistes, professeurs d'histoire naturelle devraient être intéressés.

B. ROLLET

R. W. Spjut. *A systematic treatment of fruit Types*. Memoirs of the New York Botanical Garden 70, 182 p., 53 fig. (1994).

Cette révision de la notion de fruit et du vocabulaire carpologique résulte de la nécessité pratique d'intégrer les informations théoriques de CRONQUIST dans une clé de détermination. L'auteur n'a pas hésité à reprendre l'ensemble des publications originales — souvent du début du XIX^{e} siècle —, à rétablir une terminologie claire par élimination des termes confus et conservation de mots précis, en faisant appel à des règles de priorité. L'aspect systématique de ce travail est souligné par son plan.

Après une brève introduction historique et méthodologique, une clé analyse (en 9 pages) les 95 types de fruits retenus. Puis ceux-ci sont présentés (en 94 pages) par ordre alphabétique, en précisant

l'étymologie, la première citation, la définition, l'espèce-type, les synonymes, les exemples et la bibliographie associée. Tous ces types sont illustrés, souvent par plusieurs figures. Suivent un glossaire des termes carpologiques, avec rappel des protologues, une bibliographie générale, des listes alphabétiques des familles et genres cités, accompagnés des types de fruits reconnus à l'intérieur de ces taxons.

Dans un ouvrage d'intérêt pratique aussi évident, on doit regretter certaines dispositions qui en affaiblissent la portée.

Ainsi, après avoir légitimement décidé (p. 3) de dissocier la carpologie de la morphologie florale, ce qui permettait de réunir les fruits ayant même valeur dans la dispersion, l'auteur réintroduit des informations phylogénétiques. Il établit par ex. (p. 114) le terme *spermidium* pour l'ovule fécondé de *Gingko*, analogue à une *drupe*. Inversement, il distingue des fruits semblables, tels ceux de *Lycopersicon* (*bacca*) et *Capsicum* (*carcerulus*), sur le seul degré de développement des poils placentaires dans les loges du fruit. Le goyavier (*Psidium*) se voit attribuer (p. 41) une baie (*bacca*), bien que son inférovarie — impliquant l'existence d'un hypanthium — désignerait ce fruit comme une *pome*. L'emploi de certains caractères de texture *in vivo* et de tissu (cellules ossifiées) sera certainement une difficulté pour le botaniste d'herbier.

L'auteur est du reste bien conscient de ces problèmes (p. 155). Un tel ouvrage se heurte nécessairement à l'immensité de la matière à traiter et à l'hétérogénéité d'indications bibliographiques, dont la vérification est malaisée. Deux autres inconvénients plus formels doivent aussi être signalés.

L'utilisation d'une nomenclature anglo-latine n'est guère heureuse, puisqu'elle éloigne, par la position de l'épithète, des fruits affines. Par ex. « *foraminicidal capsule* », « *loculicidal capsule* » et « *septifragal capsule* » sont moins commodes que « *capsula foraminicidalis* », « *c. loculicidalis* », etc., surtout dans une liste alphabétique. D'autre part, une terminologie latine permettrait sans doute de citer cet ouvrage en référence dans les recommandations du Code de Nomenclature.

Les 286 dessins de fruits ont été répartis — par la rédaction ? — en 53 planches de dimensions standardisées, ce qui a pour conséquence de disperser sur plusieurs pages les exemples d'un même fruit. Il s'ensuit que les illustrations, excellentes, sont rarement en regard du texte.

Malgré ces quelques imperfections, cette synthèse concise fournit une riche base de réflexion pour les travaux carpologiques futurs. L'auteur propose 37 noms nouveaux ou modifications nomenclaturales, à la suite d'un travail bibliographique et lexicographique rigoureux, et il n'hésite pas cependant à nous entretenir de ses doutes. Une fois de plus, la nécessité d'une terminologie claire et utile aura conduit à ouvrir de nouvelles pistes de recherches.

T. Deroin

Flora of Australia 50, oceanic Islands 2. Australian Government Publishing Service, Canberra, 606 p., 97 (+2) fig. dont 56 en couleurs (1993).

Deux volumes de la *Flora of Australia* sont consacrés aux plantes vasculaires des îles océaniques du continent australien : le volume 49 (publié en 1994) qui traite des îles tempérées-chaudes de Norfolk et de Lord Howe, et le volume 50 (qui est l'objet de ce commentaire) dans lequel les espèces sont présentées globalement pour toutes les autres îles. Parmi elles, les îles Christmas (Océan Indien), affleurements volcaniques recouverts d'une substantielle couche de calcaire corallien et de phosphate, localisées à env. 300 km au S de Java, sont floristiquement les plus importantes : 411 espèces dont 15 endémiques et une variété endémique. Toujours sous les tropiques, se trouvent un certain nombre de récifs coralliens parmi lesquels les îles Cocos (Keeling), dans l'océan Indien à env. 900 km au SSW de Sumatra, sont de loin les plus riches (121 espèces incluant une variété endémique) ; les autres sont le récif d'Ashmore et l'île Cartier dans la Mer de Timor (27 espèces) et les îles de la Mer de Corail (26 espèces). Les deux îles sub-antarctiques ont une flore réduite à 37 espèces : l'île de Macquarie (31 espèces dont 2 endémiques) et l'île d'Heard (12 espèces).

Avant l'énumération des espèces de ces territoires on trouve une présentation concise de chaque île ou groupe d'îles, dans laquelle sont traités : la géologie, le climat, l'histoire, la population, la végétation,

les facteurs biotiques et la conservation. Ces données sont suivies d'une bibliographie succincte, d'une liste des espèces et d'une clé de détermination.

Au total, 113 familles (comprenant 95 familles de plantes à fleurs, 17 de Ptéridophytes et alliées, et une espèce de *Cycadaceae*) sont traitées dans ce volume ; elles regroupent plus de 350 genres et environ 500 espèces. Près de la moitié des familles sont représentées par un seul genre, et plus de la moitié des genres par une seule espèce. Seules 5 familles (*Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae* et *Orchidaceae*) renferment plus de 10 genres, et un seul genre (*Ipomoea*) renferme plus de 10 espèces.

Une description est donnée pour chaque famille, chaque genre et chaque espèce. 105 genres (y compris la plupart des taxons endémiques) sont illustrés par des dessins. De plus, 56 photographies en couleur illustrent quelques aspects généraux de la végétation et un certain nombres d'espèces. Des notes de portée générale, des données de répartition, ainsi que les principales références bibliographiques accompagnent la description de chaque taxon.

Les rédacteurs et les auteurs doivent être félicités pour avoir réussi à regrouper dans un seul volume les flores d'entités à végétations si différentes : îles à forêt dense humide ; récifs coralliens tropicaux ; îles sub-antarctiques. Ce volume (associé à celui consacré à Norfolk et Lord Howe) est un outil indispensable à tous ceux qui sont intéressés par la végétation (et son histoire) de ces îles et récifs isolés du continent australien.

R.D. HOOGLAND

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des travaux traitant de divers aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fasçicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique (fusionnée en 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière, se subdivisant depuis 1950 en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimiques.

Dernières parutions dans la série B :

T. 29. Keddam-Malplanche, M. — Le pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon : Morphologie et tendances évolutives. 1985, 109 p., 45 fig., 16 pl., 18 tabl.

T. 30. Allorge, L. — Monographie des Apocynacées-Tabernaemontanoïdées américaines. 1985, 216 p., 76 pl.

T. 31. Poncy, O. — Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. 1985, 153 p., 37 fig., 11 pl.

T. 32. Friedberg, C. — Le savoir botanique des Bunaq : percevoir et classer dans le Haut Lamaknen (Timor, Indonésie). 1990, 304 p., 61 fig., 20 tabl.

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (A.B.T.)

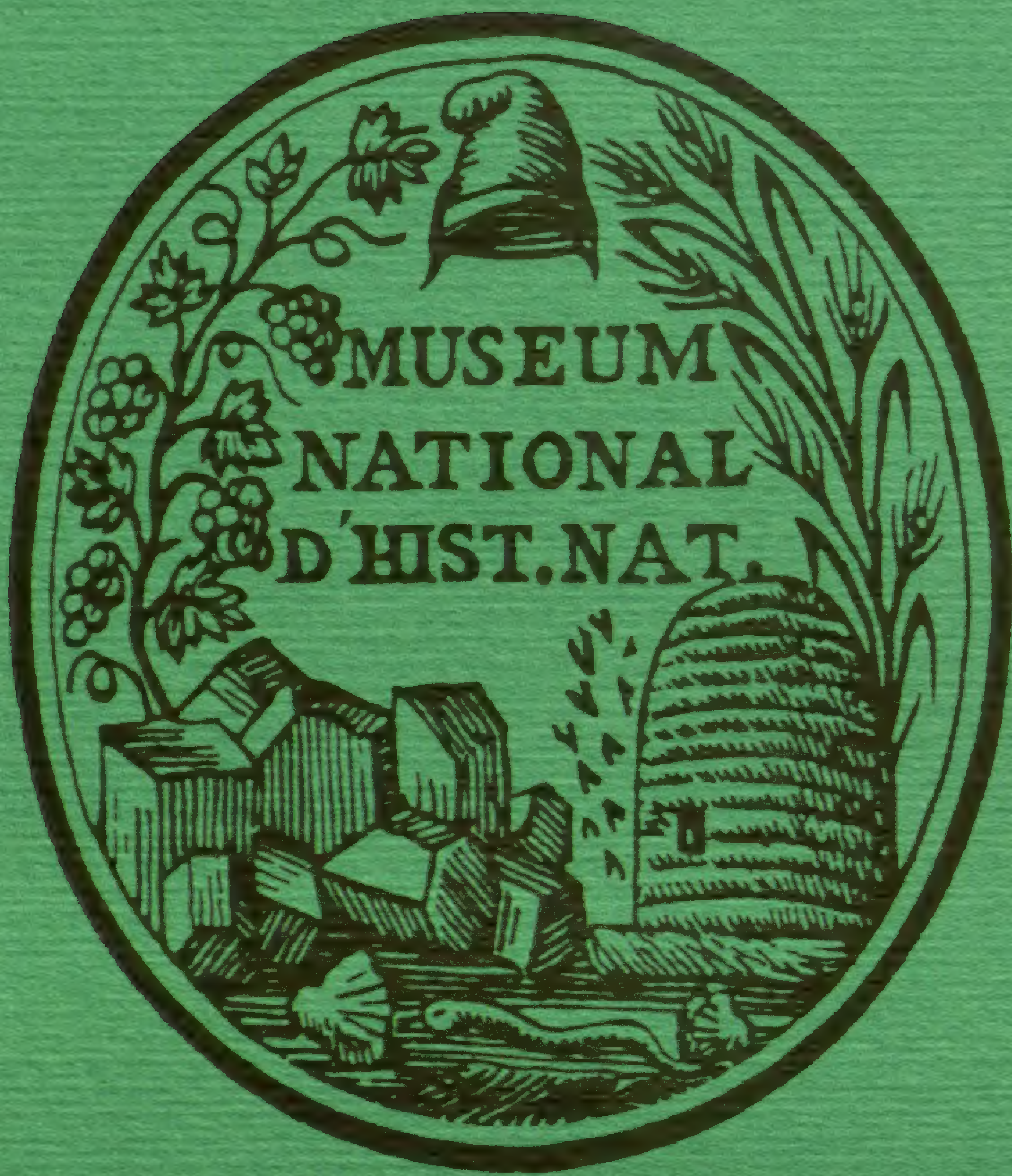
(Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, 16, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 43.36.47.25. CCP La Source 33.075.20 W).

- — Flore de Madagascar et des Comores, 94 vol. parus.
- — Flore du Gabon, 33 vol. parus.
- — Flore du Cambodge, Laos et Viêt-Nam, 27 vol. parus.
- — Flore de Nouvelle-Calédonie et dépendances, 19 vol. parus.
- — Flore du Cameroun, 33 vol. parus (les 20 premiers). Commercialisée par le Cameroun à partir du vol. 21. (S'adresser à Monsieur le Directeur de l'Herbier National, B.P. 1601, Yaoundé).

PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DES AMIS DES CRYPTOGAMES (A.D.A.C.)

(Laboratoire de Cryptogamie du Muséum, 12, rue Buffon, 75005 Paris, tél. 40.79.31.84).

- — Cryptogamie, Mycologie (CCP Paris 6.193.02 K)
- — Cryptogamie, Bryologie et Lichénologie (CCP Paris 4.481.43 T)
- — Cryptogamie, Algologie (CCP Paris 14.522.31 T)


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.